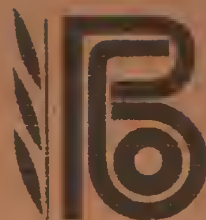
ISSN 0006-8136

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 93

12

ДЕКАБРЬ



Санкт-Петербург
„НАУКА"
2008

Учредители:

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

Издается 12 раз в год

Основан в декабре 1916 г.

Журнал издается под руководством Отделения биологических наук РАН

УДК 581.3

© И. И. Шамров

ФОРМИРОВАНИЕ СПОРАНГИЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

I. I. SHAMROV. SPORANGIA FORMATION IN HIGHER PLANTS

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Российский государственный педагогический университет им. А. И. Герцена
191186 С.-Петербург, наб. р. Мойки, 48
E-mail: shamrov@is8305.spb.edu
Поступила 21.05.2008

У высших растений в процессе эволюции возникли особые органы спороношения — спорангии. Их формирование происходит в рамках двух типов: лептоспорангиатного (лептоспорангиатные, или настоящие папоротники) и эуспорангиатного (большинство высших растений). Правомерность применения термина «эуспорангиатный» для голосеменных и покрытосеменных растений дискутируется в литературе. У споровых растений спорангии возникают из эпидермальных клеток: при лептоспорангиатном — из одной клетки, стенка спорангия представлена эпидермальным слоем; при эуспорангиатном — за счет нескольких клеток, стенка спорангия обычно многослойная.

У ряда высших споровых растений мега- и микроспорангии на ранних стадиях развиваются одинаково. У семенных растений при резких существенных морфологических различиях начальные этапы формирования микро- и мегаспорангиев также происходят сходно. У голосеменных растений обнаружены все известные способы формирования спорангиев на базе нескольких инициальных клеток, дифференцирующихся в эпидермальном либо субэпидермальном, либо в обоих слоях. У покрытосеменных растений первые стадии формирования микроспорангия (инициация за счет периклинальных делений субэпидермальных клеток зачатка пыльника, порядок деления и их вклад в построение стенки спорангия) идентичны начальным этапам возникновения примордия семязачатка на плаценте. Обсуждаются терминологические вопросы, касающиеся генезиса спорангия у высших растений.

Ключевые слова: морфогенез, спорангий, микроспорангий, мегаспорангий, высшие растения.

Известно, что нуцеллус семязачатка цветковых растений гомологичен мегаспорангию других высших растений. Динамика развития семязачатка и пыльника, начиная с самых ранних стадий, свидетельствует о тóм, что нуцеллус гомологичен также гнезду пыльника или микроспорангию (Шамров, 2006). Микроспорангий включает в себя не только стенку гнезда пыльника со всех его сторон (дистальной — с наружной стороны, проксимальной — со стороны связника и латеральной — с боков), но и спорогенную ткань. В мегаспорангии апикальная область (собственно стенка мегаспорангия), представленная лишь париетальной тканью, гомологична дистальной части стенки микроспорангия; базальная область — проксимальной ее части, а латеральные области — латеральным частям стенки микроспорангия; археспориальная и спорогенная ткани являются тождественными структурами. Все составные элементы как микроспорангия, так мегаспорангия имеют общее происхождение: возникают из клеток субэпидермального слоя зачатка пыльника или плаценты (Шамров, 1994, 1995, 1999, 2002, 2006). При таком подходе к анализу генезиса микро- и мегаспорангия возникает вопрос, есть ли черты сходства в раннем морфогенезе спорангиев покрытосеменных и других высших

растений. В связи с этим был проведен сравнительный анализ существующих данных по особенностям развития и строения спорангиев высших растений, как семенных, так и споровых.

Общие представления о разнообразии и морфологии спорангиев

К высшим растениям относятся споровые (псилотовидные, моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные) и семенные (голосеменные, покрытосеменные) растения. Споры образуются в особых структурах, называемых спорангиями. Спорангии являются многоклеточными и представлены одно- или многослойной стенкой и спорогенными клетками (материнскими клетками спор), из которых в результате мейоза образуются гаплоидные споры. В зависимости от того, различаются ли между собой спорангии и образующиеся в них споры, выделяют равноспоровые (псилотовидные, большинство папоротниковидных, хвощевидных, некоторые плауновидные) и разноспоровые (большинство плауновидных и моховидных, некоторые папоротниковидные — «водные», или сальвиниевые папоротники) высшие споровые растения (Bower, 1935; Eames, 1936; Haupt, 1953; Тахтаджян, 1956; Корчагина, 2001; Серебрякова и др., 2006).

В отличие от высших споровых растений семенные растения размножаются не спорами, а семенами. Однако у них, как и у разноспоровых растений, в жизненном цикле возникают микро- и мегаспорангии, в которых формируются микро- и мегаспоры, дающие в дальнейшем мужской и женский гаметофиты. Установлена гомология гнезда пыльника покрытосеменных растений с микроспорангием, а нуцеллуса семязачатка, с мегаспорангием высших споровых растений (Mohl, 1837; Hofmeister, 1851; Warming, 1878; Schnarf, 1929, 1933; Eames, 1936, 1961; Haupt, 1953; Guttenberg, 1955; Тахтаджян, 1964, 1980; Кордюм, 1978).

У большинства высших растений спорангии занимают относительно небольшую часть спорофита. У мхов спорофит сильно редуцирован и называется спорогоном. Его формированию предшествует образование из спор гаметофита, на котором возникают архегонии и антеридии. Спорогон вырастает на гаметофите после оплодотворения. Он состоит из коробочки (спорангия) на ножке, переходящей в нижней части в «стопу», которая соединяет спорофит с тканями гаметофита (Абрамов, Абрамова, 1978; Мейер, 1982; Camefort et al., 1997).

Спорангии большинства высших растений располагаются на специализированных спорангиеносных структурах: спорофиллах, или спорофиллоидах (псилотовидные, плауновидные, папоротниковидные, покрытосеменные), если они листоподобны, либо спорангиофорах (хвощевидные), если они осеподобны. Они сгруппированы в виде стробилов (плауновидные, хвощевидные, голосеменные) или сорусов (папоротниковидные). У плауновидных (*Lycopodium*, *Selaginella*) можно обнаружить различные типы расположения спорангиев. Последние могут находиться над местом прикрепления филлоидов либо переходят из стеблевого положения в пазушное. Даже у примитивных видов *Lycopodium*, которые еще не имеют стробилов, спорангии не всегда остаются в пазухах спорофиллоидов, а слегка сдвинуты на их верхнюю (адаксиальную) поверхность. У видов с четкими стробилами спорангии находятся на адаксиальной поверхности. У *Isoëtes nuttalii* каждый спорангий расположен между язычком филлоида и его основанием и погружен в особую ямку. Стробилы хвощей формируются на верхушках главных стеблей, а иногда на верхушках боковых ветвей. Для псилотовых также характерно верхушечное положение спорангиев, которые в результате бокового срастания и

укорочения спороносных теломов образуют синангии: 2-гнездный у *Tmesipteris*, 3-гнездный у *Psilotum* (Bower, 1935; Eames, 1936; Haupt, 1953; Тахтаджян, 1956). У древнейших папоротников спорангии имели терминальное положение подобно современному представителю *Botrychium* из ужовниковых. Постепенно спорангии становились маргинальными и затем ламинальными, возникая на нижней (абаксиальной) поверхности спороносных листьев. Среди папоротниковидных обнаружено как одиночное расположение спорангиев (например, у схизейных), так и в виде групп, или сорусов (например, у полиподиевых). Защита сорусов у папаротниковидных обеспечивается различными типами покрывальца, или индузия. Особенно это характерно для градатных сорусов, формирование которых происходит асинхронно в базипетальной последовательности (циатейные, асплеииевые, гименофилловые, сальвиниевые) (Тахтаджян, 1978а). У марсилеевых папоротников группы сорусов, содержащие спорангии, заключены в замкнутые вместилища — спорокарпии. Чаще всего они развиваются при переходе растений этих водных папоротников к наземному образу жизни. Спорокарпии (шаровидные — преимущественно у водных видов и почти квадратные или треугольные — у наземных) снабжены ножками, которые отходят от черешка листа. Стенки спорокарпиев имеют листовое происхождение и их развитие напоминает формирование спороносного сегмента листа схизейиых. Сорусы в спорокарпиях раеположены обычно в 2 ряда. Спорокарпии могут содержать сорусы одного типа (микроспорокарпии либо мегаспорокарпии) или обоих типов (смешанного типа) (Zawidski, 1912; Eames, 1936; Haupt, 1953; Тахтаджян, 1978а; Корчагина, 2001).

У многих голосеменных (саговников, беннеттитовых, хвойных, цикадовых) органы спороношения представляют собой женские и мужские шишки, или стробилы (собрания мега- и микроспорофиллов). У цикадовых микро- и мегаспорофиллы имеют форму чешуй или щитков. На микроспорофиллах развивается большое число (25—700) микроспорангиев, покрывающих иочти всю их нижнюю сторону. Микроспорангии собраны по 2—6 в группы, прижатые к спорофиллу или сидячие на коротких ножках. Количество мегаспорофиллов в мегастробилах цикадовых, на которых формируется по 2 семязачатка, колеблется от 30 до 600. В отличие от других цикадовых у *Cycas* мегаспорофиллы имеют периетое строение, при этом на одном спорофилле формируется от 2 до 4, иногда до 10 семязачатков. У саговников на нижней стороне микроспорофиллов находятся многочисленные микросорусы, каждый из которых содержит 2—4 микроспорангия. У части беннеттитовых стробилы обоеполые, а микроспорангии срастаются по краям, с образованием синангиев. У хвойных микроспорофиллы содержат от 2 (*Podocarpaceae*, *Pinaceae*) до 10—15 (*Araucariaceae*) микроспорангиев. На мегаспорофиллах хвойных, представляющих собой семенные чешуи, развивается 1 (*Araucariaceae*, *Podocarpaceae*), 2 (*Pinaceae*) либо 2—9 (*Taxodiaceae*) семазачатков. У семенных папоротников стробилы не образуются, а микро- и мегаспорофиллы находятся на длинных побегах, при этом микроспорангии располагаются по 6—7 на нижней стороне спороносных сегментов микроспорофиллов. У кейтониевых микроспорофиллы имеют плоскую ось, на разветвлениях которой располагаются пучками по 3—6 синангиев с 4 микроспорангиями в каждом (Chamberlain, 1935; Комарницкий и др., 1962; Singh, 1978; Тахтаджян, 1978б; Козубов и др., 1982).

Как известно, семязачатки у голосеменных и покрытосеменных растений считаются синангиями. Согласно одной из гипотез о происхождении семязачатка (синангиальной, или теории стерилизации — Benson, 1904; Meese, 1964a, b), семязачаток возник из соруса, в котором один центральный спорангий становился постепенно нуцеллусом, а окружающие спорангии по мере их стерилизации объединялись,

образуя интегумент. Пыльники у покрытосеменных растений также представляют собой синангии. Часто они 4-гнездные, т.е. состоят из 4 микроспорангиев. Однако у некоторых видов число микроспорангиев в пыльнике может быть иным — 1 (*Diapensiaceae*), 2 (*Moringaceae*, *Marantaceae*), 3 (*Daphniphyllaceae* — наряду с 4), 8 (*Zannichelliaceae*, *Cymodoceaceae* — наряду с 4) и даже 50 (*Mimosaceae*) (Камелина, 1994а). В отдельных случаях тычинки или только пыльники срастаются и образуют синандрии с множеством микроспорангиев (*Aristolochiaceae*, *Myristicaceae*). У покрытосеменных растений микроспорангии развиваются на микроспорофилле (тычинке), а мегаспорангии — внутри мегаспорофилла (плодолистика). Мегаспорангии всегда расположены на адаксиальной стороне, в то время как микроспорангии могут быть расположены как иа адаксиальной, так и на абаксиальной сторонах (Eames, 1961).

Особенности морфогенеза спорангиев

Как свидетельствует обширная литература по генезису спорангия, его формирование может происходить двумя путями: лептоспорангиатным (из одной инициальной клетки; стенка спорангия представлена эпидермальным слоем) и эуспорангиатным (за счет нескольких инициальных клеток; стенка спорангия обычно многослойная). Первый тип формирования спорангия обнаружен у лептоспорангиатных (настоящих) папоротников, а второй — у большинства высших растений. Разделение спорангиев на 2 типа предложил K. Goebel (1881), и многие исследователи в дальнейшем рассматривали полученные данные в свете этих представлений. Однако в ряде работ были выявлены промежуточные состояния в развитии спорангиев некоторых папоротниковидных (Bower, 1889, 1891, 1935).

Прежде чем рассмотреть черты развития и строения спорангиев высших растений, обсудим некоторые вопросы их морфологической природы. По мнению ряда авторов (Tieghem, 1891; Тахтаджян, 1956), спорангии у плауновидных, примитивных папоротников и семенных растений являются выростами (эмергенцами), тогда как у настоящих папоротников спорангий морфологически соответствует волоску. Существует точка зрения (Eames, 1961), что у покрытосеменных растений микро- и мегаспорангий лишены стенки. Спорогенная ткань, являясь гиподермальной по происхождению, погружена в ткань спорофилла и ее защита осуществляется окружающими клетками и прилегающими тканями. Как полагает автор, спорогенная ткань в мегаспорангии (нуцеллусе) семенных растений возникла в семязачатках, имеющих различную природу: семязачатки семенных папоротников, саговников и гинкго представляют собой доли фертильного листа, а у покрытосеменных — это образования более низкого порядка, т. е. выросты. Следует отметить, что Pant (1992) рассматривает нуцеллус лишь как стенку мегаспорангия. Согласно представлениям Herr (1995, 2000), нуцеллус — это спорангиофор кауломного происхождения, который производит единственный терминальный мегаспорангий.

Лептоспорангиатный тип формирования спорангии. При развитии спорангия по лептосиорангиатному типу большинство авторов указывают на эпидермальное происхождение инициальной клетки. При первом делении инициали, которое может быть поперечным или наклонным, образуются 2 неравные клетки: крупная наружная и небольшая внутреиняя (Goebel, 1880; Tieghem, 1891; Bower, 1899, 1935; Smith, 1938; Haupt, 1953; Тахтаджян, 1956; Camefort et al., 1997). Судьба этих клеток трактуется неодинаково разными авторами. По мнению одних авторов (Чистяков, 1871; Tieghem, 1891; Haupt, 1953; Тахтаджян, 1956; Мейер, 1982), весь споран-

гий, включая ножку, образуется только из наружной клетки; по мнению других (Goebel, 1880; Camefort et al., 1997), наружная клетка образует собственно спорангий, а внутренняя — его ножку. Наконец, существует точка зрения, что ножка спорангия образуется не из инициальной клетки спорангия, а из прилегающих к ней клеток (Smith, 1938).

В литературе предлагается несколько способов формирования спорангия лептоспорангиатного типа. В настоящее время представляется возможным выделить 3 таких способа, которые различаются главным образом степенью участия производных верхней и нижней клеток (они образуются во время первых делений наружной клетки) в построении собственно спорангия.

Первый способ был описан у папоротников из сем. *Polypodiaceae* (*Aspidium falcatum*, *Nephrolepis tuberosa*, *Scolopendrium officinarum* — Чистяков, 1871; *Asplenium trichomanes* — Sachs, 1882; Tieghem, 1891). Следует отметить, что И. Д. Чистяковым (1871), по аналогии с гинецеем покрытосеменных, место возникновения спорангия на спорофилле было предложено называть плацентой. К моменту деления инициальная клетка спорангия увеличивается в длину, приобретая напилловидную форму. Возникающая поперечная перегородка отделяет апикальную часть инициали от основания (рис. 1, *1*). Внутренняя производная клетка остается в теле растения, а из наружной клетки образуется спорангий. Последняя делится также поперечной перегородкой, при этом нижняя клетка (рис. 1, *2*) за счет делений в различных направлениях образует ножку спорангия, состоящую из 3 рядов клеток (рис. 1, *3—8*). Верхняя клетка представляет собой материнскую клетку спорангия. Сначала она последовательно делится четырьмя иаклонными перегородками (рис. 1, *2—4*) на 4 периферические уплощенные клетки и на одну тетраэдрическую внутреннюю клетку (центральную клетку спорангия, по Чистякову, 1871, или археспорий, по Goebel, 1880). Периферические клетки делятся потом антиклинальными перегородками, в результате чего образующийся эпидермальный слой принимает форму кольца. Археспориальная клетка делится несколько раз параллельно своим сторонам и отделяет единый субэпидермальный слой клеток, который становится тапетумом (рис. 1, *5—8*). Следует отметить, что термин «тапетум» для папоротниковидных был позаимствован Goebel (1880) из работы E. Warming (1873) по строению пыльника покрытосеменных растений. Внутренняя производная тетраэдрической клетки (спорогенная клетка, по современным представлениям) многократно делится, что приводит к формированию материнских клеток спор (рис. 1, *7, 8*), в каждой из них происходит мейоз и затем образуются 4 гаплоидные клетки (споры). Таким образом, ножка спорангия формируется за счет нижней клетки, а собственно спорангий — за счет верхней клетки. Тапетум стенки спорангия имеет археспориальное происхождение. Как мы увидим далее, в литературе указывают и на другие способы образования тапетума.

Обширные исследования по изучению развития и строения спорангия у лептоспорангиатных папоротников были проведены F. Bower (1899, 1935). Несмотря на большое число изученных видов, полученные результаты с большим трудом поддаются анализу, так как отсутствуют сведеиия, особенно по начальным стадиям развития. Тем не менее, исходя из имеющихся данных, можно сделать заключение, что этот автор также рассматривает формирование спорангия на основе наружной клетки, возникшей при делении инициали спорангия. Ее деление может быть не только попсречным (*Polypodiaceae*, *Ceratopteris*, *Schizaea*, *Todea*), но и наклонным (*Alsophilla, Phlebodium*). Формирование спорангия может быть рассмотрено в рамках первого способа. Следует подчеркнуть, что подобный алгоритм делений при развитии спорангия был представлен и в работах К. И. Мейера (1958,

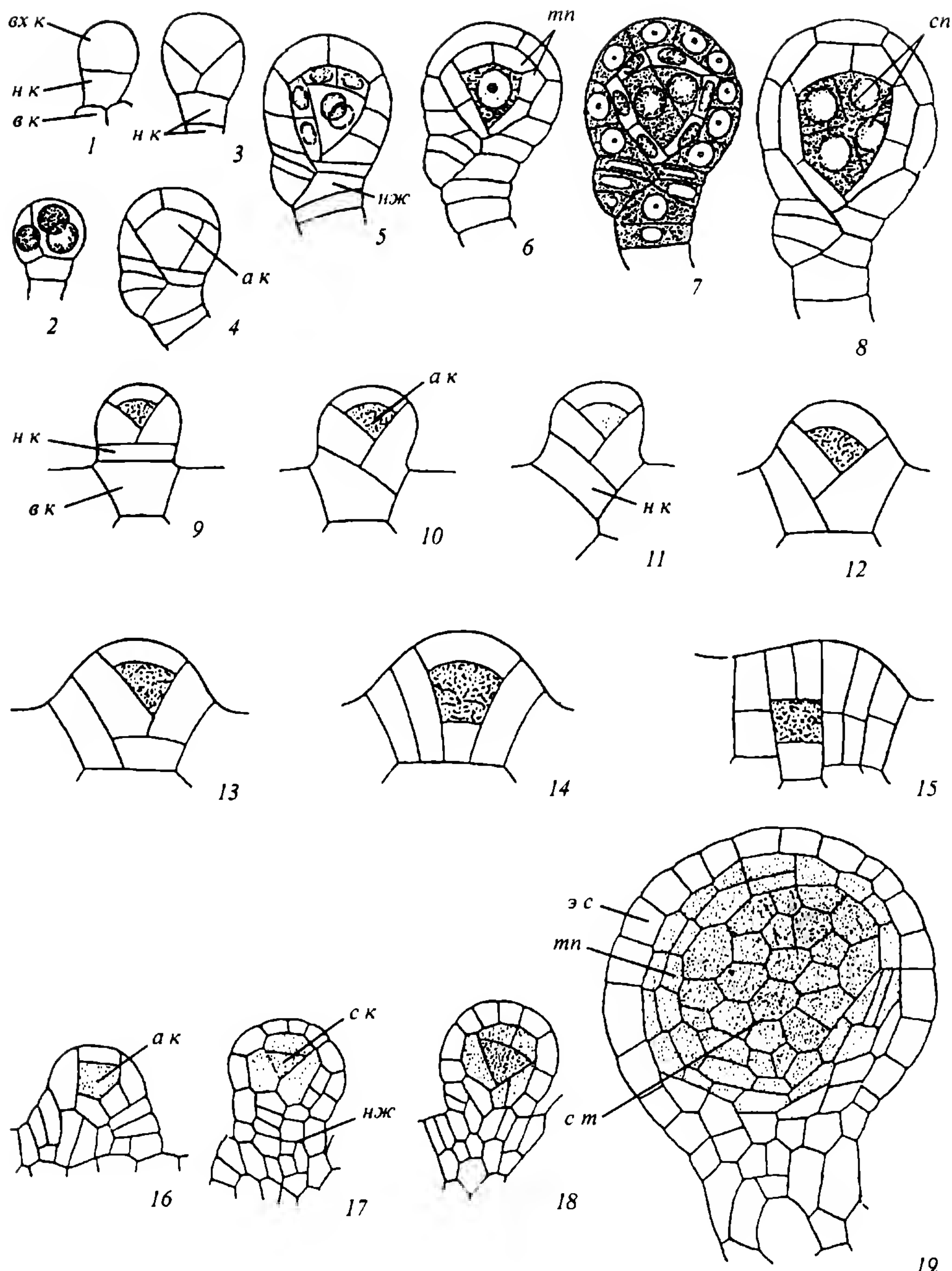


Рис. 1. Формирование спорангиев лептоспорангиатного типа (первый и второй способы).

1—8 — стадии формирования в соответствии с первым способом у *Asplenium trichomanes* (по: Sachs, 1882); *9—15* — деления инициали спорангия и ее производных у *Polypodiaceae* (*9*), *Ceratopteris* (*10*), *Alsophilla* (*11*), *Schizaea*, *Thyrsopteris* и *Trichomanes* (*12*), *Todea* (*13*, *14*) и *Angiopteris* (*15* — как пример развития спорангия эуспорангиатного типа) (по: Bower, 1935); *16—19* — стадии формирования спорангия в соответствии со вторым способом у *Osmunda regalis* (по: Bower, 1889; Smith, 1938). *а к* — археспориальная клетка, *в к* — внутренняя клетка, *вх к* — верхняя клетка, *н ж* — ножка, *н к* — нижняя клетка, *с к* — спорогенная клетка, *сп* — споры, *с т* — спорогенная ткань, *тп* — тапетум, *э с* — эпидермальный слой.

1982). В наружной клетке в результате серии делений происходит образование одной нижней и трех верхних клеток. Этот процесс происходит не одинаково у разных видов: первое деление — поперечное, а последующие — наклонные (*Polypodiaceae*) (рис. 1, *9*); первое — наклонное, второе — поперечное, последующие наклонные (*Todea*) (рис. 1, *13*, *14*); все деления — наклонные (*Alsophilla*, *Ceratopteris*, *Schizaea*, *Thyrsopteris*) (рис. 1, *10—12*). Наклонное деление в самой верхней клетке приводит к дифференциации археспория (рис. 1, *9—15*). Формирование единого тапетального слоя со всех сторон спорангия происходит за счет многократных делений тетраэдрической клетки археспория параллельно каждой ее стенке.

Несколько по-иному (второй способ) описано развитие спорангия у *Osmunda regalis* (Smith, 1938). Взяв за основу результаты исследования Bower (1889), автор дал иную интерпретацию полученных данных. Ножка спорангия образуется не из инициальной клетки, а из прилегающих к ней клеток. Инициаль спорангия делится периклинально на наружную и внутреннюю пирамидальную (археспориальную) клетки. Наружная клетка делится только антиклинально и образует в дальнейшем стенку спорангия. Археспориальная клетка отделяет наружу уплощенные клетки, которые становятся тапетальными и окружают со всех сторон формирующуюся спорогенную клетку (рис. 1, *16—19*). У *Pteris* (Smith, 1938) из одной эпидермальной инициали формируется не только собственно спорангий, но и его ножка (третий способ). После ее первого деления внутренняя клетка или ее производные перестают отличаться от окружающих клеток и не участвуют в образовании спорангия. Наружная клетка после трех последовательных делений отделяет апикальную пирамидальную клетку (верхнюю, или материнскую, клетку спорангия, по Tieghem, 1891), которая образует параллельно ее сторонам дериваты, занимающие боковое положение и образующие стенку спорангия с внутренней и латеральных сторон, а также ножку (рис. 2, *1*, *2*). После этого апикальная клетка в результате периклинального деления формирует уплощенную периферическую клетку (инициаль дистальной части стенки спорангия) и внутреннюю пирамидальную клетку (археспориальную) (рис. 2, *3*). Последняя отделяет таблитчатые клетки тапетума и становится спорогенной клеткой (рис. 2, *4—6*). Подобный характер формирования стенки спорангия за счет производных апикальной клетки (верхняя часть стенки, по отношению к ножке, формируется из наружной производной, а нижняя часть — из внутренних инициалей) выявлен также у *Aspidium filix-mas* (рис. 2, *7*) и ряда разноспоровых папоротников (*Azolla filiculoides*, *Marsilea vestita*), для которых характерно образование микро- и мегаспорангиев внутри микро- и мегаспорокарпиев (рис. 2, *8—11*). В рамках третьего способа может быть объяснено и развитие спорангия у *Schizaea rupestris* (Bower, 1899).

Однако в дальнейшем особенностям генезиса спорангия у *Pteris* была дана иная трактовка (Camefort et al., 1997). При первом делении инициальной клетки спорангия, которое происходит поперечно, образуются наружная и внутренняя клетки. Наружная клетка дает начало «голове» (собственно спорангию), а внутренняя — ножке.

В рамках третьего способа были охарактеризованы последовательность делений и судьба возникающих клеток при развитии спорангия у *Cyrtomium falcatum* (Haupt, 1953). После поперечного деления инициали возникают наружная (только из нее формируется весь спорангий) и внутренняя (возможно, принимает участие в образовании нижней части ножки) клетки. В наружной клетке возникают 3 наклонные перегородки, приводящие к отделению апикальной тетраэдрической клетки (рис. 2, *12*). Последняя многократно делится и отделяет различное число дериватов, которые формируют ножку спорангия. Затем апикальная клетка за счет

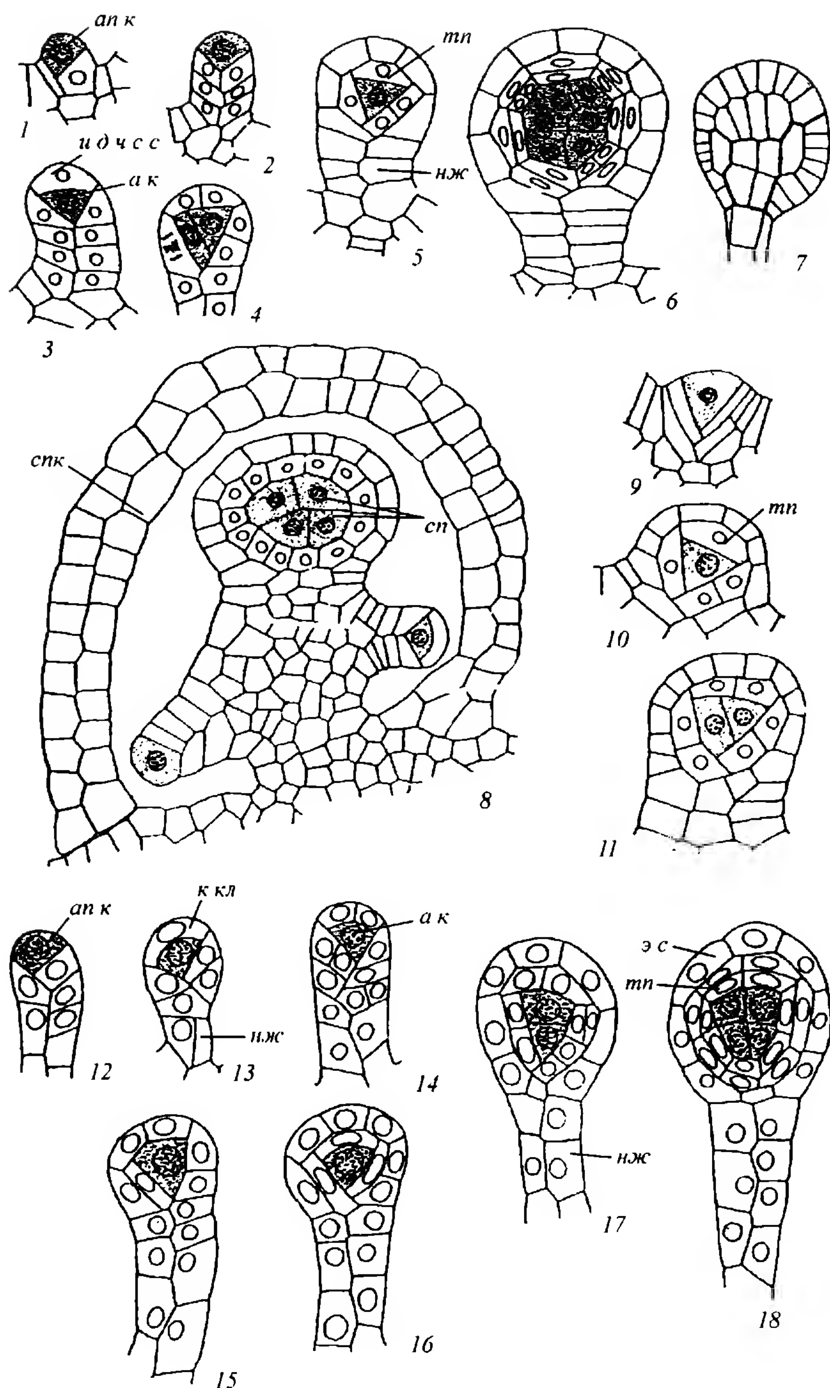


Рис. 2. Формирование спорангиев лептоспорангиатного типа (третий способ).

1—6 — ранние стадии развития у *Pteris*; *7* — внешнее строение спорангия у *Aspidium filix-mas*, жирной линией показаны области его стенки (наружная, внутренняя и латеральные), возникшие на базе различных производных апикальной клетки; *8—11* — формирование мегаспорангиев внутри спорокарпия у *Marsilea vestita* (*1—11* — по: Smith, 1938); *12—18* — начальные этапы развития спорангия у *Cyrtomium falcatum* (Haupt, 1953). *ап к* — апикальная клетка, *и д ч с с* — инициали дистальной части стенки спорангия, *к кл* — клетка колпачка, *спк* — спорокарпий. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

периклинального деления отделяет наружу клетку колпачка (англ. *cap cell*) и первичную спорогенную клетку (археспорий, по современным представлениям) (рис. 2, *13*). Стенка спорангия (имеется в виду только эпидермальный слой) образуется за счет антиклинальных делений клетки колпачка и трех терминальных клеток ножки (рис. 2, *14*). Тапетум формируется на базе первичной спорогенной клетки (рис. 2, *15—18*). Следовательно, при таком описании развития весь спорангий, включая ножку, образуется на базе производных верхней клетки. Однако в отличие от *Pteris* (Smith, 1938) клетки стенки спорангия с внутренней и латеральных сторон возникают из терминальных дериватов ножки спорангия, тогда как у *Pteris* эти клетки являются самостоятельными и образуются наряду с ножкой.

Как уже было отмечено выше, у моховидных спорофит сильно редуцирован и состоит из коробочки (спорангия) на ножке, переходящей в нижней части в «стопу», которая соединяет спорофит с тканями гаметофита. При спорогоне сохраняется колпачок, или калиптра, которая развивается из брюшных клеток архегония. Особенности генезиса спорогона могут быть описаны в рамках лептоспорангиатного типа формирования спорангия, поскольку развитие также начинается из одной клетки, которой является зигота. Так, у *Sphaerocarpus cristatus* (Smith, 1938), *S. texanus* и *Cryptomitrium tenerum* (Haupt, 1953) после поперечного деления зиготы из верхней клетки образуется однослойная коробочка со спорогенной тканью, а нижняя клетка дает начало ножке и разросшейся стопе (рис. 3, *1—6*). У других видов этот процесс более сложный. У *Anthoceros laevis* и *A. pearsoni* (Campbell, 1895) и *Dendroceros crispatus* (Bower, 1935) после первых делений зиготы формирующийся спорофит представлен в виде 3 ярусов, каждый из которых содержит по 4 клетки (рис. 3, *7, 8*). Нижний ярус, производный гипобазальной части зиготы, образует основную часть стопы, которая преобразуется в гаусторий. Верхний ярус формирует первичную коробочку, а средний ярус — меристематическую ткань спорогона и ножку (рис. 3, *9, 10*). На базе верхнего яруса затем образуются группы центральных (формируют колумеллу) и периферических (археспорий) клеток (рис. 3, *11*). Сходно описывают развитие спорогона у *Sphagnum acutifolium* (рис. 3, *12—16*). Группа центральных клеток называется эндотецием, а периферических клеток — амфитецием. Клетки последнего делятся периклинально и отделяют внутрь единственный археспориальный слой, а наружу — многослойную стенку коробочки. Археспориальные клетки становятся материнскими клетками спор, проходят мейоз и в дальнейшем внутри спорового мешка образуются тетрады спор (Waldner, 1887; Bower, 1935).

Эуспорангиатный тип формирования спорангия. Данные о происхождении инициальных клеток спорангия этого типа противоречивы. Чаще всего указывают, что это группа поверхностных клеток (Haupt, 1953; Тахтаджян, 1956; Мейер, 1958, 1982) либо участок ткани (Wettstein, 1903—1908). По мнению Bower (1935), у эуспорангиатных папоротников каждый спорангий появляется как вырост из нескольких (4, чаще 3) клеток.

Во многих работах по развитию спорангия у высших споровых растений в качестве инициальных указывают эпидермальные клетки (Баранов, 1925; Eames, 1936; Smith, 1938; Haupt, 1953; Bienfait, 1969; Brunkener, 1973). Однако в ряде работ (Smith, 1900; Bower, 1894, 1935) дается двойственное толкование инициалей спорангия. Несмотря на исходное эпидермальное происхождеиие, инициали делятся так, что при первом периклинальном делении каждая образующаяся внутренняя клетка становится спорогенной. Наружная производная ведет себя подобно инициали второго порядка: к периферии отделяет клетку стенки спорангия, а внутрь — спорогенную клетку, т. е. формирующаяся спорогенная ткань оказывает-

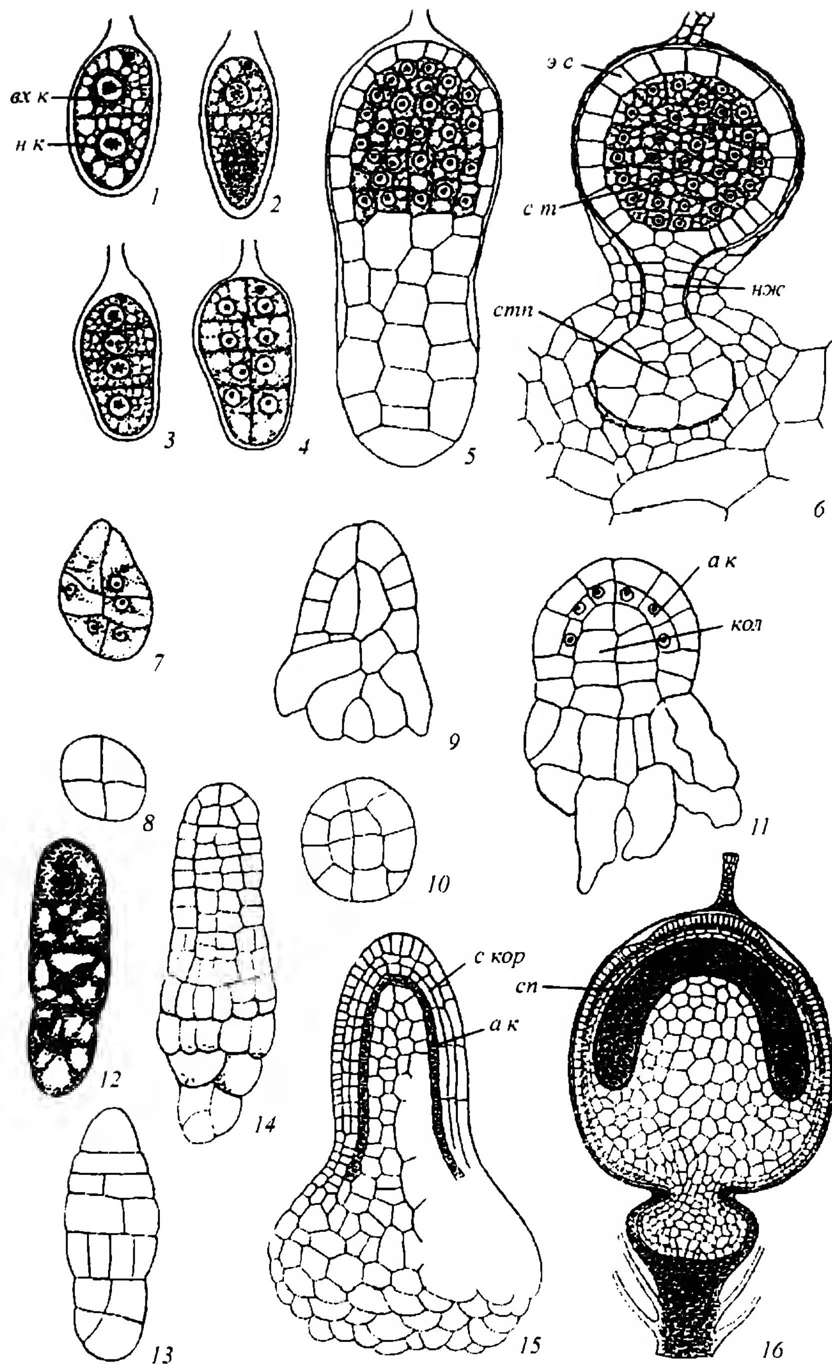


Рис. 3. Формирование спорогона.

1—5 — *Cryptomitrium tenerum*, *6* — *Sphaerocarpus texanus* (*1—6* — по: Haupt, 1953); *7—11* — *Anthoceros laevis* (по: Campbell, 1895): *8*, *10* — поперечные срезы верхнего яруса спорогона, соответствуют деталям *7* и *9*; *12—16* — *Sphagnum acutifalium* (Waldner, 1887). *кал* — колумелла, *с кор* — стенка коробочки, *стп* — стопа. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2.

ся разного происхождения. Поскольку подробные данные от дифференциации инициалей до формирования спорангия часто отсутствуют, выявить общие и специфические черты в генезисе спорангиев не всегда представляется возможным.

При дифференциации эпидермальных инициальных клеток первые деления являются периклинальными или наклонными, приводящими к образованию наружных и внутренних клеток. Наружные клетки образуют стенку, а из внутренних формируется археспорий, а затем — спорогенная ткань и тетрады гаплоидных спор (Баранов, 1925; Тахтаджян, 1956; Мейер, 1958; Foster, Gifford, 1959; Brunkener, 1973).

Изучение спорангия у *Lycopodium cernuum* (Smith, 1938) показало, что число инициальных клеток составляет 3—7 и более (только 3 клетки, по данным Баранова, 1925). Хотя дальнейшие стадии до сформированного спорангия отсутствуют, последовательность событий может быть изложена следующим образом. Инициальные клетки делятся периклинально: внутренние производные образуют ножку и базальную часть спорангия, а наружные — его основную часть. Наружные клетки также делятся периклинально, отделяя периферический (инициали стенки спорангия) и внутренний (археспориальные клетки) слои. Археспориальные клетки непосредственно преобразуются в спорогенные, а затем — в материнские клетки спор. Периферические клетки за счет многократных периклинальных делений образуют стенку спорангия из 3 и более слоев. Перед стадией материнских клеток спор происходит формирование тапетума, одна часть которого (обращенная наружу) возникает из самого внутреннего слоя стенки спорангия, а другая часть (обращенная внутрь спорангия) — из клеток, прилегающих к спорогенной ткани (рис. 4, *1—4*).

Сходным образом из группы эпидермальных инициалей происходит формирование микро- и мегаспорангиев у *Isöetes ecinospora* и *I. engelmanni* (R. Smith, 1900) и *I. nuttallii* (G. Smith, 1938; Haupt, 1953) (рис. 4, *5—8*). Особенностью развития спорангиев является наличие трабекул, которые разделяют спорогенную ткань в гнезде на группы спорогенных клеток (рис. 4, *9*). Стенка микроспорангия обычно состоит из 5 слоев. В тапетум (он обычно состоит из 2 слоев клеток) преобразуются периферические клетки спорогенной ткани. В развитии микро- и мегаспорангиев до стадии материнских клеток спор различия не наблюдается. В мегаспорангии только некоторые материнские клетки дают тетрады мегаспор, а остальные формируют часть тапетума. Трабекулы и тапетум более массивные в мегаспорангии.

У *Selaginella kraussiana* (G. Smith, 1938) и *S. galeottii* (Haupt, 1953) мега- и микроспорангии также развиваются эуспорангиатным путем из группы поверхностных клеток оси, в пазухе или над пазухой филлоида. Стенка зрелого спорангия тонкая и состоит обычно из двух слоев, не считая тапетума (рис. 4, *10—13*). Последний образуется из самого наружного слоя спорогенной ткани, за исключением клеток с внутренней стороны, которые формируются из ткани ножки спорангия. В мегаспорангии развивается 1, редко до 6 материнских клеток мегаспор, а остальные клетки спорогенной ткани дегенерируют.

У *Psilotum nudum* и *P. triquetrum* (G. Smith, 1938, 1955b) каждый спорангий синангия закладывается из одной эпидермальной клетки спорангиофора. Он имеет многослойную стенку, в которой не происходит дифференциации тапетума. Клетки спорогенной ткани имеют различное предназначение: одни делятся и преобразуются в материнские клетки спор, а другие — разрушаются с образованием плазмодиальной массы (рис. 4, *14*). У *Equisetum telmateia* выявлена поливариантность в судьбе инициальных клеток спорангия. Одна из центральных эпидермальных инициалей делится периклинально: внутренняя производная образует только спорогенные клетки, наружная формирует не только часть стенки спорангия, но и периферические спорогенные клетки. Оставшаяся часть стенки спорангия образуется

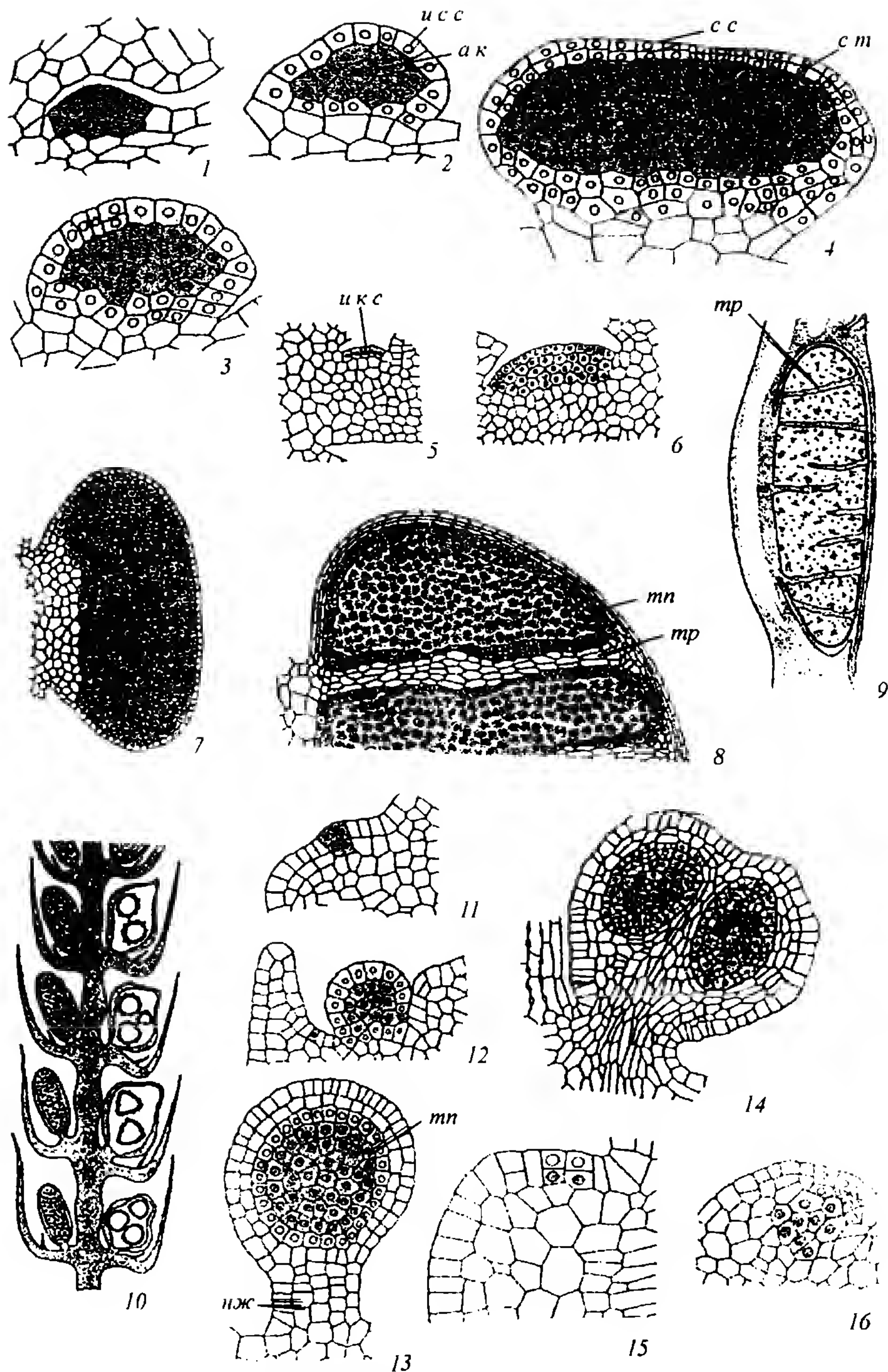


Рис. 4. Формирование спорангия по эуспорангиатному типу.

1—4 — у *Lycopodium cernuum*; *5—9* — развитие микроспорангия с трабекулами у *Isöetes nuttallii*; *10—13* — строение стробила с микроспораигиями (слева) и мегаспорангиями (справа) (*10*) и ранние стадни образоваиия микроспораигия у *Selaginello kroussiono*; *14* — строение сииангия у *Psilotum triquetrum*; *15, 16* — иачальные этапы формирования спораигия у *Equisetum telmoteio* (*1—16* — по: Smith, 1938). *и к с* — инициальные клетки спораигия, *и с с* — иинициалн стенки спорангия, *с с* — стенка спорангия, *тр* — трабекула. Остальные обозиачеиия те же, что н иа рис. 1—3.

из латеральных инициалей (рис. 4, *15, 16*). И, таким образом, стенка спорангия становится многослойной, при этом самый внутренний слой функционирует как тапетум.

Таким образом, спорангии высших споровых растений как при лептоспорангиатном, так и при эуспорангиатном типе возникают на базе эпидермальных инициалей. Различия между типами касаются числа инициалей, участвующих в развитии спорангия и строения стенки сформированного спорангия. Одним из важных вопросов, которые обсуждаются при анализе генезиса спорангия, является вопрос о происхождении тапетума. При лептоспорангиатном типе тапетум возникает на базе клеток археспория, тогда как при эуспорангиатном типе он может формироваться из клеток различного происхождеиия: самого внутреннего слоя стенки спорангия, спорогенной ткани и соматических клеток, прилегающих к иожке спорангия. У псилотовых тапетум как ткань вообще не обнаружен. По мнению L. Brunkener (1973), в спорангиях многих высших споровых растений обнаруживается стерилизация спорогенной ткани. Этот процесс у разных представителей происходит не одинаково. У *Lycopodium* из клеток базальной соматической зоны спорогенной ткани формируется ножка спорангия, а из остальной части — внутренний тапетум и материнские клетки спор. У *Selaginella* тапетум имеет спорогенное происхождение с дистальной стороны спорангия. У *Psilotum* и *Tmesipteris* наружная часть спорогенной ткани преобразуется в толстую обкладку из дегеиерирующих клеток. У *Equisetum* и *Ophioglossum* из спорогенной ткани формируется как тапетум, так и прилегающие соматические клетки спорангия. Следует подчеркнуть, что подобная трактовка дифференциации тапетума с позиции концепции стерилизации спорогенной ткани представляет значимость лишь с исторической точки зрения, хотя концепция доминировала во многих работах конца XIX—середины XX вв. не только при анализе генезиса спорангия высших споровых (см. Smith, 1938, 1955b; Binfait, 1969), но и семенных (см. McCoy, 1949; Steffen, Landmann, 1958) растений. Исследования, проведенные рядом авторов, показывают, что не стоит прибегать к такому толкованию возникновения тапетума, используя положения концепции стерилизации спорогенной ткани. Полная стерилизация и дальнейшая дегенерация спорогенных клеток ткани в спорангиях связаны с нарушениями в развитии, в том числе с наличием такого явления, как цитоплазматическая мужская стерильность, и другими факторами. В вышеупомянутой концепции стерилизация отдельных зон спорогенной ткани в конечном итоге выполняет формообразующую роль, поскольку отдельные спорогенные клетки начинают выполнять не свойственные им функции. Отметим лишь, что по материалам изучения, например *Lycopodium* (Fagerlind, 1961), был сделан вывод о том, что базальная зона в спорогенной ткани и внутренний тапетум имеют соматическое, а не спорогенное происхождение. С другой стороны, в большинстве работ (за исключением исследований по формированию спорангиев лептоспорангиатного типа, в которых деления археспориальных клеток приводят к возникновению тапетума и спорогенных клеток) за археспориальными (Bower, 1935; Smith, 1938) или спорогенными, образующимися на их основе (Haupt, 1953; Foster, Gifford, 1959; Brunkener, 1973), клетками не признается роль в формировании слоев стенки спорангия с дистальной стороны, что, как мы увидим далее, является обязательным элементом при анализе развития микро- и мегаспорангиев семенных растений. На это уже обратил внимание F. Fagerlind (1961), который считал, что у *Equisetum* клетки археспория дают начало как спорогенным клеткам, так и тапетуму и тонкому слою между тапетумом и эпидермальным слоем.

Наиболее важным заключением, которое можно сделать из имеющихся работ, является разный вклад клеток, включенных в группы инициалей, в построение час-

тей стенки спорангия некоторых высших споровых растений. Так, в лептоспорангиатном типе при развитии спорангия *Pteris* в соответствии с третьим способом (Smith, 1938) апикальная пирамидальная клетка, или материнская клетка спорангия, отделяет сначала клетки стенки спорангия с внутренней и латеральных сторон (терминальные дериваты ножки спорангия, по Haupt, 1953). Затем эта клетка делится с образованием периферической клетки, формирующей дистальную часть стенки спорангия, и археспория. Другой пример разного участия инициалей в построении стенки спорангия был отмечен у *Equisetum*: центральная инициальная клетка образует дистальную часть, а латеральные клетки — оставшуюся часть стенки (Smith, 1938, 1955b).

Как мы видели, у ряда высших споровых растений мега- и микроспорангии на ранних стадиях (до образования материнских клеток спор) развиваются одинаково. Таким образом, можно предположить, что и у семенных растений при резких существенных морфологических различиях начальные этапы формирования микро- и мегаспорангиев будут сходными. В этой связи особо следует отметить концепцию происхождения плодолистика покрытосеменных от микроспорофилла, характерного для представителей порядка *Bennettitales* (Meyen, 1988). На примере одного из представителей этого порядка (*Weltrichia setosa*) было показано, что такая реорганизация могла произойти в результате гамогетеротопии, при которой в пластинчатом микроспорофилле с адаксиальной стороны на месте микроспорангиев, располагающихся в два ряда, стали возникать эпифильные органы, производящие семязачатки — филлоспермы.

Более подробно остановимся на исследовании Brunkener (1973). Несмотря на трактовку полученным им данных в свете концепции стерилизации спорогенной ткани, приведенные великолепные иллюстрации позволяют дать иную характеристику развития спорангия у некоторых таксонов высших споровых растений. У *Psilotum triquetrum* после первых периклинальных делений эпидермальных инициалей образуются наружные клетки, формирующие стенку спорангия и внутренние спорогенные, которые, по мнению автора, слабо отличаются от прилегающих соматических клеток зачатка спорангия. И поэтому за спорогенную ткань принимается комплекс клеток, которые в дальнейшем начинают выделяться более плотной цитоплазмой. Далее в этом комплексе происходят процессы дифференциации на центральную группу более густоплазменных клеток и окружающие ее вакуолизированные клетки, которые автором принимаются за стерилизованные спорогенные клетки. Однако из иллюстраций по генезису спорангия у этого вида отчетливо видно, что уже с самых ранних стадий в основании делящихся в эпидермальном слое клеток формируются продольные ряды клеток, которые возникают раньше спорогенных клеток и как бы «подпирают» их. Следовательно, продольные ряды соматических клеток зачатка спорангия не имеют никакого отношения к формирующимся спорогенным клеткам, оказывающимся на последующих стадиях апикальными в этих рядах лишь по положению, а не по происхождению (рис. 5, *1—4*). Подобным образом можно охарактеризовать развитие спорангиев у *Selaginella* sp., при этом продольные ряды соматических клеток в основании спорогенных клеток видны более отчетливо (рис. 5, *5—7*). У *Equisetum arvense* (рис. 5, *8—10*) и *Ophioglossum vulgatum* хорошо прослеживается неодинаковый вклад инициалей в построение стенки спорангия в ее различных частях. Как считает Brunkener, каждая инициальная клетка при делении образует ряды спорогенной ткани, при этом в апикальной и базальной частях этих рядов происходит процесс «соматизации». По нашему мнению, уже под делящимися инициалями, как центральными, так и латеральными, выделяются группы клеток, на базе которых в дальнейшем формируется стенка

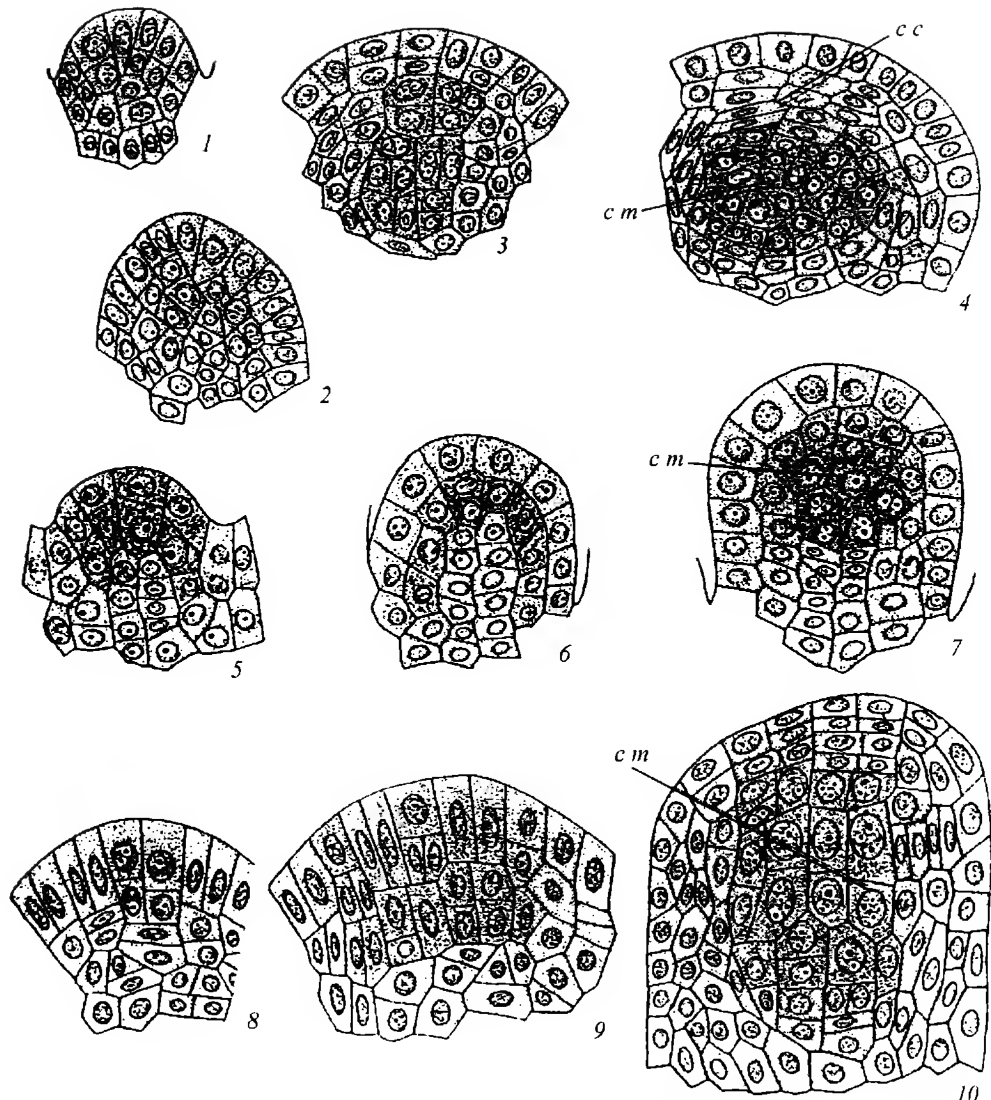


Рис. 5. Формирование спорангия по эуспорангиатному типу.

1—4 — у *Psilotum triquetrum*, *5—7* — у *Selaginella* sp., *8—10* — у *Equisetum arvense* (*1—10* — по: Brunkener, 1973). Обозначения те же, что и на рис. 1 и 4.

спорангия с проксимальной стороны. В результате периклинальных делений центральных инициалей наружу отделяются клетки, дающие дистальную часть стенки спорангия и спорогенные клетки. Латеральные инициали формируют стенку спорангия в латеральных частях.

У голосеменных растений развитие спорангиев по эуспорангиатному типу имеет ряд особенностей. Генезис спорангиев у них изучен недостаточно, а полученные данные нередко противоречивы. Это связано с тем, что, по мнению ряда авторов (Chamberlain, 1935; Fagerlind, 1961, 1971; Тренин, 1988), проследить ранние стадии очень трудно, так как инициали спорангиев почти не отличаются от соседних клеток.

Данные о начальных этапах развития мегаспорангия голосеменных растений противоречивы. Еще E. Strasburger (1879), F. Smith (1910) и K. Schnarf (1933) высказали предположение, что инициали спорангия и семязачатка в целом закладываются в субэпидермальном слое семенной чешуи. Они полагали, что одна или несколько субэпидермальных клеток делятся периклинально. Дочерние клетки продолжают делиться как периклинально, так и антиклинально, в результате чего наружные производные образуют стенку спорангия, а внутренние — спорогенную ткань (рис. 6, *1, 2*). В дальнейшем для ряда голосеменных (*Juniperus*, *Taxus*, *Zamia* — Fagerlind, 1961; *Callitris macleyana*, *Chamaecyparis nootkatensis* — Brunkener, 1973) было показано, что инициация мегаспорангия происходит за счет субэпидермальных инициалей (рис. 6, *3, 4*).

В ряде исследований был выявлен иной путь формирования мегаспорангия — из поверхностных клеток: некоторые виды *Ephedra*, *Gnetum* (Fagerlind, 1961, 1971), *Larix*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Tsuga* (Brunkener, 1973). По данным Brunkener (1973), на ранних стадиях формирования зачатка мегаспорангия периклинальные деления отмечаются только в эпидермальном слое, при этом делящиеся инициали почти не отличаются от окружающих клеток. Возникшие дочерние клетки продолжают делиться во всех направлениях; и после того как зачаток становится 3—4-слойным, в нем начинают выделяться внутренние клетки за счет более интенсивного окрашивания и крупных ядер (рис. 6, *5, 6*). В дальнейшем происходит морфологическое обособление нуцеллуса и интегумента семязачатка.

У *Gnetum gnemon, G.africanum* и *Cephalotaxus* зачаток мегаспорангия на микроспорофилле возникает за счет периклинальных и антиклинальных делений как в эпидерме, так и в субэпидерме (рис. 6, *7*). Затем в этом зачатке начинают выделяться две области: верхняя дает семязачаток, а нижняя — подушковидную структуру. Постепенно в семязачатке происходит дифференциация структур — нуцеллуса, интегументов, халазы и фуникулуса (Waterkeyn, 1954; Singh, 1961; Sanwal, 1962). У *Zamia muricata*, *Ginkgo biloba* (Brunkener, 1973) семязачаток возникает из группы густоплазменных клеток мегаспорофилла. Эта группа представлена двумя слоями клеток: эпидермальные клетки делятся только антиклинально, а субэпидермальные — периклинально и антиклинально. Многократные деления в разных направлениях приводят к формированию многослойного спорангия (рис. 6, *8, 9*). На приведенных иллюстрациях в спорангии показаны крупные клетки с большими ядрами. Однако, как они возникли в ходе развития, остается не ясным из работы.

Существует точка зрения, что у *Torreya californica* (Kemp, 1959), *Taxus baccata* (Loze, 1965), некоторых видов *Ephedra* (Pankow, 1962) в семязачаток трансформируется апикальная меристема стебля: апикальные инициали апекса образуют нуцеллус, фланговая меристема — интегумент и частично халазу, а стержневая меристема и субапикальные инициали — оставшуюся часть халазы (рис. 6, *10, 11*).

Исследователи, занимавшиеся топографией мегаспорангия (нуцеллуса) покрытосеменных растений, предлагали называть крассинуцеллятные семязачатки (с многослойным нуцеллусом) эуспорангиатными, а тенуинуцеллятные (с однослойным нуцеллусом) — лептоспорангиатными (Warming, 1913). Однако детальное изучение показало, что хотя нуцеллус и является гомологом мегаспорангия других высших растений, по своему развитию (формируется на базе нескольких инициальных клеток) и строению он представляет собой мегаспорангий эуспорангиатного типа. Многочисленными исследованиями установлено, что наличие в семязачатке многослойного, долго существующего нуцеллуса является первичным, а возникновение семязачатка с однослойным эфемерным нуцеллусом — вторичным. Следует отметить, что в первых исследованиях по морфоло-

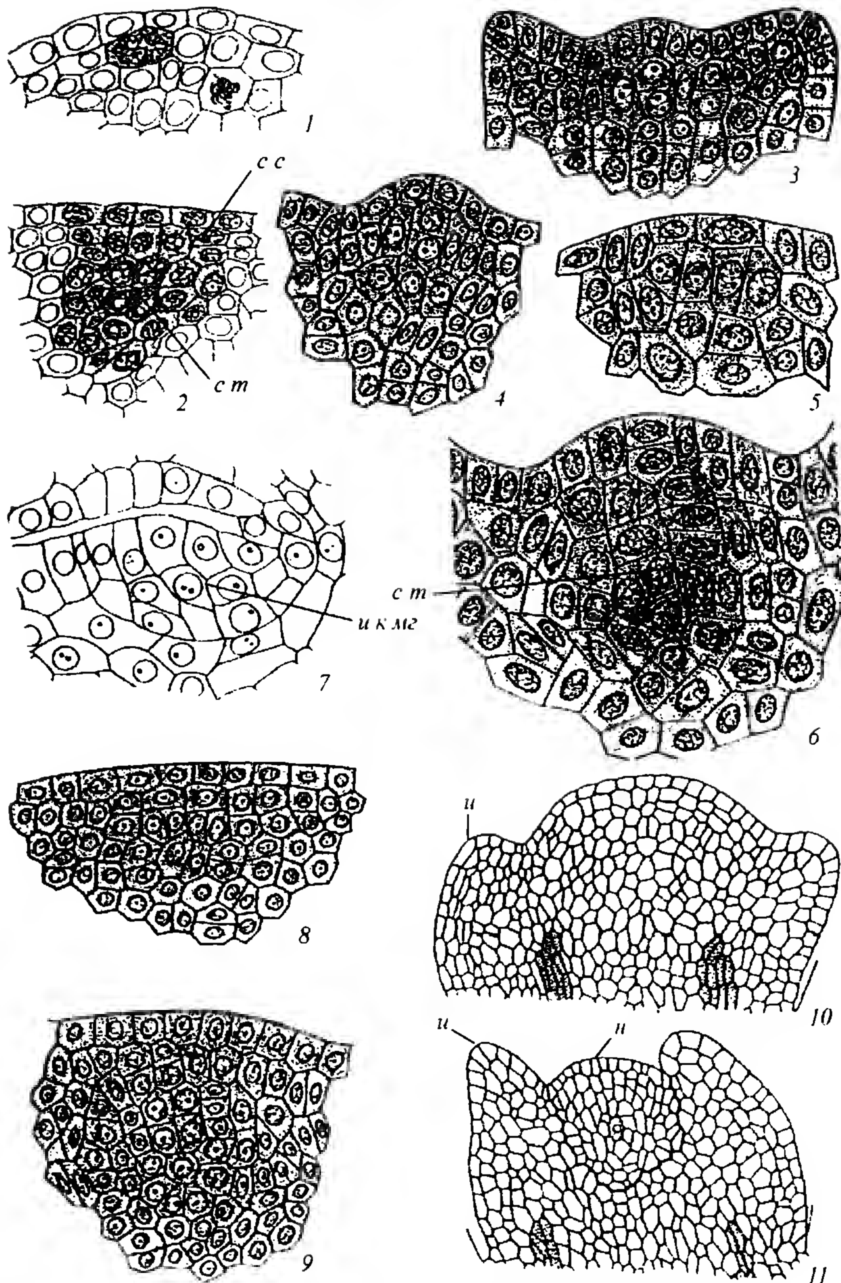


Рис. 6. Формирование мегаспорангия у голосеменных растений.

За счет субэпидермальных инициалей: *1*, *2* — *Zamia floridana* (по: Smith, 1910), *3* — *Callitris macleyana*, *4* — *Chamaecyparis naatkatensis* (по: Brunkener, 1973); за счет эпидермальных инициалей у *Pinus muga* (*5*, *6* — по: Brunkener, 1973); за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей: *7* — *Gnetum africanum* (по: Waterkeyn, 1954); *8*, *9* — *Zamia muricata* (по: Brunkener, 1973); на базе инициалей апекса стебля у *Tarreya califarnica* (*10*, *11* — по: Kemp, 1959). *и* — интегумент, *и к мг* — инициальные клетки мегаспорангия, *н* — нуцеллус. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—5.

гической природе мегаспорангия у покрытосеменных растений полагали, что у орхидных (нуцеллус преимущественно однослойный) семязачатки возникают в соответствии с лептоспорангиатным типом, т. е. из одной эпидермальной клетки (Hofmeister, 1849, 1861). В дальнейщем было выявлено, что апикальная часть примордия семязачатка (будущего нуцеллуса) инициируется за счет периклинальных делений субэпидермального слоя плаценты.

По вопросу инициации семязачатков на плаценте наиболее детальными до сих пор считаются работы, выполненные E. Warming (1878). Он установил 3 способа возникновения примордиев семязачатков: за счет периклинальных делений клеток субэпидермы либо нижележащего слоя, либо одновременных делений клеток субэпидермального и третьего слоев плаценты.

Исходя из основных положений теории туники-корпуса, Е. Л. Кордюм (1968, 1978) различала 2 группы примордиев семязачатков (зачатков семяпочек, по автору) у цветковых растений. В группе А примордий семязачатка возникает на плаценте в результате преимущественно антиклинальных делений клеток двух поверхностных слоев плаценты и периклинальных и антиклинальных делений клеток глубжележащих слоев и состоит из двухслойной туники и клеток корпуса. В группе Б примордий семязачатка возникает на плаценте в результате антиклинальных делений лишь наружного слоя и периклинальных клеток второго слоя плаценты, т. е. он образован однослойной туникой и клетками корпуса.

В дальнейшем примордии семязачатков было предложено подразделять на 3- и 2-зонные (Bouman, 1974, 1984), что соответствует примордиям семязачатков групп А и Б, по классификации Кордюм. В основе этого представления лежат результаты исследований Warming (1878) об инициации семязачатка на плаценте и данные Satina (1945) о наличии трех автономных зон (слоев) в примордии семязачатка у цитохимерных растений *Datura*. Предложив свою классификацию, Bouman считал, что использование основных положений теории туники-корпуса применительно к примордию семязачатка является нежелательным, так как трудно проследить судьбу слоев туники и корпуса при переходе от вегетативного апекса к зачатку цветка и к возникновению затем плаценты и семязачатка. Следует подчеркнуть, что в своих исследованиях этот автор допускает параллельное использование терминов «туника» («эпидермальный» и «субэпидермальный» слои примордия семязачатка) и «корпус» (его нижележащие слои).

Во многих работах по генезису семязачатка отмечаются лишь особенности делений клеток в различных слоях плаценты, предшествующие возникновению примордия семязачатка. По нашим данным (Шамров, 1994, 1995, 1997, 1999, 2002; Shamrov, 1998), при формировании семязачатков, характеризующихся отсутствием халазальной зоны нуцеллуса, периклинальные деления клеток происходят в третьем слое плаценты. Лишь в этом случае можно говорить, что эпидермальный и субэпидермальный слои являются едиными для плаценты и примордия семязачатка (рис. 7, *1—3*).

У значительного числа таксонов цветковых растений наиболее активная роль в формообразовательных процессах, вероятно, принадлежит периклинальным делениям субэпидермального слоя плаценты (рис. 7, *4—8*), за счет которых образуется основная часть семязачатка (нуцеллус, наружная область халазы и фуникулуса, иногда интегументы). За счет периклинальных делений нижележащих слоев плаценты, независимо от того каким будет семязачаток, образуются центральная область гипостазы и проводящий пучок, обеспечивающий контакт семязачатка с плацентой. Таким образом, в результате периклинальных делений клеток субэпидермального и нижележащего слоев плаценты происходит «сдвиг» слоев примордия

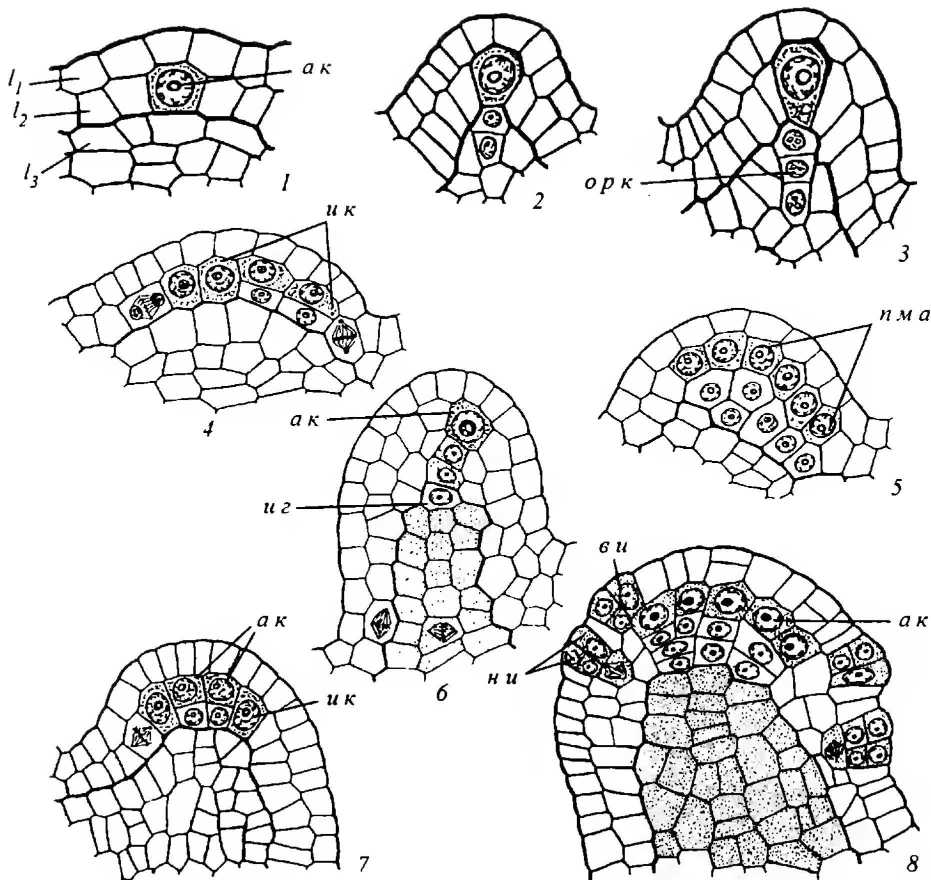


Рис. 7. Формирование примордия семязачатка и начальные стадии его дифференциации у покрытосеменных растений.

За счет третьего слоя плаценты у *Gentiana cruciata* (*1—3* — по: Шамров, 1999); за счет субэпидермального слоя плаценты у *Nymphaea gigantea* (*4—6* — по: Шамров, 1999) и *Paeonia lactiflora* (*7, 8* — по: Шамров, 1997). *в и* — внутренний интегумент, *и г* — инициали гипостазы, *и к* — инициальные клетки, *н и* — наружный интегумент, *о р к* — осевой ряд клеток, *п м а* — потенциально многоклеточный археспорий, l_1, l_2, l_3 — эпидермальный, субэпидермальный и третий слои меристемы плаценты. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—6.

семязачатка по отношению к исходным слоям плаценты. Основной вывод, который можно сделать исходя из генезиса примордия семязачатка, заключается в том, что инициальными клетками нуцеллуса (мегаспорангия), как и семязачатка в целом, являются не клетки археспория. Последние представляют собой наружные производные, возникающие при периклинальных делениях субэпидермальных клеток плаценты. Кроме археспория, из субэпидермальных клеток плаценты формируются инициали латеральной области нуцеллуса и наружной области халазы и фуникулуса. Внутренние производные вместе с клетками третьего и нижележащих слоев плаценты формируют продольные клеточные ряды. Возникают примордии семязачатков, образованные у большинства цветковых растений эпидермальным и субэпидермальным слоями и одним-несколькими продольными рядами клеток (рис. 7, *3, 6*). Для характеристики строения примордия семязачатка могут быть использованы основные положения гипотезы цито-гистологической зональности. Обычно на уровне переходной зоны (инициального слоя гипостазы) одновременно

с ее дифференциацией или чуть позже возникают интегументы, выше уровня — нуцеллус, а ниже уровня — халаза и фуникулус. Как показали молекулярно-генетические исследования (Groβ-Hardt et al., 2002), у *Arabidopsis thaliana* в верхней части примордия семязачатка (будущего нуцеллуса) экспрессируется ген *WUS*. Синтезируемый при этом специфический белок выступает в роли сигнала, детерминирующего положение будущего интегумента (топографически это соответствует переходной зоне примордия семязачатка, согласно нашим представлениям).

По вопросу возникиовения микроспорангия у голосеменных растений до сих пор нет единого мнения. Существует несколько точек, касающихся топографии инициальных клеток микроспорангия. У ряда представителей голосеменных, как и у высших споровых растений, обнаружено эпидермальное происхождение микроспорангиев: *Cedrus deodata* (Erspamer, 1952), виды *Pinus*, *Picea* и *Larix* (Fagerlind, 1961). По мнению Fagerlind (1961), после первых делений инициалей образуются внутренние (делятся в различных направлениях) и наружные (делятся далее только антиклинально) производиые. В группе клеток, возникших на базе внутренних производных, происходит затем дифференциация на центральную (из изодиаметрических клеток) и периферическую (из уплощенных клеток) области. Среди периферических клеток начинают выделяться субэпидермальные, которые делятся периклинально с образованием кроющих клеток и вторичного археспория. Однако под клетками вторичного археспория расположены клетки, которые автор также относит к археспорию — клетки центральной области, возникшие ранее. Слои стенки спорангия образуются за счет многократных периклинальных делеиий кроющих клеток, при этом первым формируется самый внутренний слой стенки — тапетум. Таким образом, археспорий (а в дальнейшем спорогенная ткань), по Fagerlind (1961), имеет двойственное происхождение: в базальной части спорангия он возникает раньше без отделения кроющих клеток (первичный археспорий), а в аникальной — с отделеиием кроющих клеток на базе делящихся периклинальио субэпидермальных клеток (вторичиый археспорий). В отличие от J. Erspamer (1952) автор считает, что такой же способ развития микроспорангия есть и у *Taxus*, *Chamaecyparis* и *Juniperus*. Сходные данные были получены не только для представителей вышеупомянутых родов, но и для *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Abies*, при этом было указано (Brunkener, 1973), что клетки, возникающие при делении эпидермальных инициалей, слабо дифференцированы и не отличаются от окружающих соматических клеток (рис. 8, *1, 2*).

Ряд авторов полагает, что микроспорангии голосеменных возникают на базе субэпидермальных инициалей. Важно подчеркнуть, что в работах описывается, как правило, развитие не из инициалей, дифференцирующихся в субэпидерме зачатка микроспорангия, а из клеток археспория (Erspamer, 1952; Singh, 1961; Konar, Banerjee, 1963; Singh, Chatterjee, 1963; Owens, Pharis, 1967; Brunkener, 1973). У *Cephalotaxus drupacea* (Singh, 1961) за счет периклинальных делений клеток археспория образуются первичная париетальная и первичная спорогенная клетки. Первая в дальнейшем образует многослойную стенку микроспорангия, а вторая — спорогенную ткань (рис. 8, *3—6*). Тапетум с внутренней стороны возникает из соматических клеток микроспорофилла. У видов *Zamia* описан несколько иной ход формирования микроспорангия. Поверхностные клетки формирующегося примордия микроспорангия делятся только антиклинально. Клетки первичного археспория делятся периклинально несколько раз, при этом возникающие клетки очень похожи по строению. Выделяющиеся центральные клетки сильнее окрашиваются и имеют более крупные ядра по сравнению с периферическими. Постепенно периферические клетки, расположенные сбоку и ближе к центру спорангия, начинают

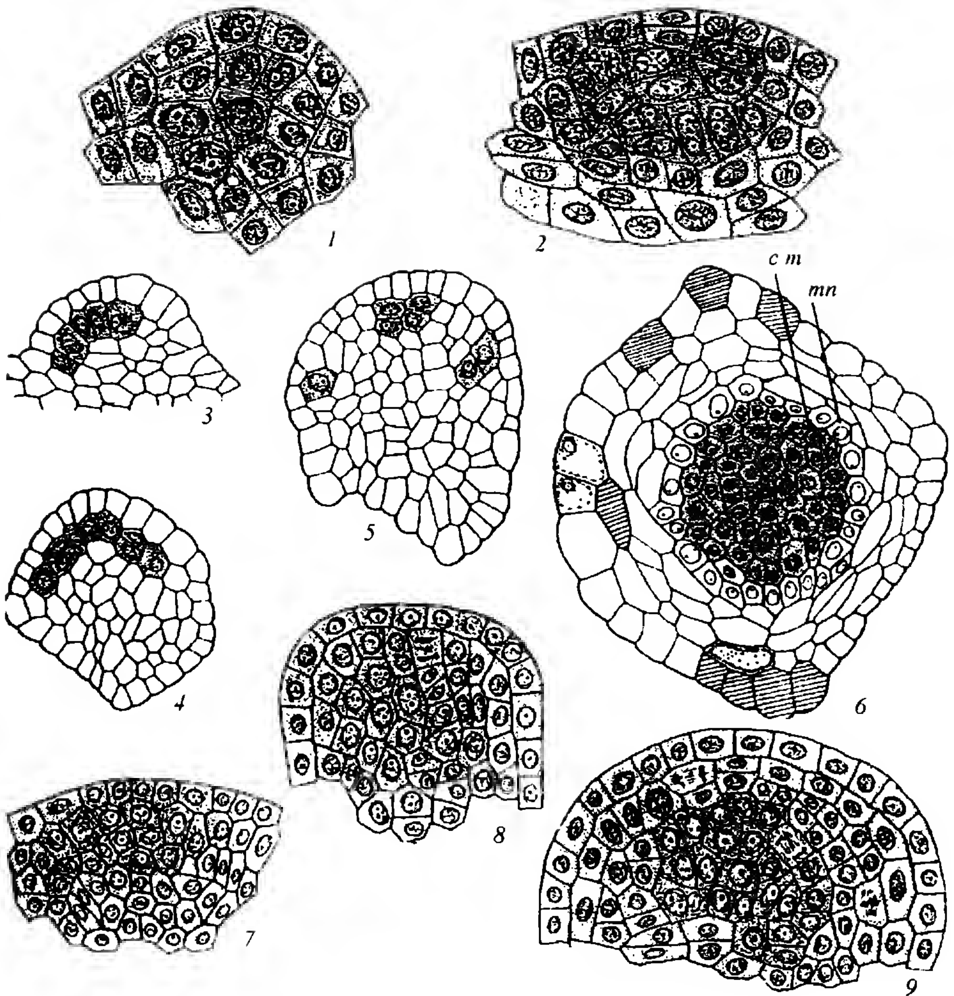


Рис. 8. Формирование мегаспорангия у голосеменных растений.

За счет эпидермальных инициалей: *1* — *Tsuga canadensis*, *2* — *Pinus silvestris* (по: Brunkener, 1973); за счет субэпидермальных инициалей у *Cephalotaxus drupacea* (*3—6* — по: Singh, 1961), при этом в микроспорофилле возникают 3 микроспорангия (*5*); за счет эпидермальных и субэпидермальных инициалей у *Zamia muricata* (*7—9* — по: Brunkener, 1973). Остальные обозначения те же, что и на рис. 1—7.

различаться между собой и клетками центральной части, которые становятся материнскими клетками микроспор (Fagerlind, 1961). Исследование, проведенное у *Zamia muricata* (Brunkener, 1973), показало наличие в зачатке микроспорангия группы густоплазменных клеток с более крупными ядрами. Эта группа образована преимущественно эпидермальными и субэпидермальными, а также рядом лежащими клетками других слоев, которые выделяются по специфическому строению лишь на самых ранних стадиях. Клетки самого наружного слоя делятся только антиклинально, тогда как во втором, внутреннем, слое — периклинально, в результате чего возникают плохо различимые сначала спорогенные клетки и клетки, формирующие стенку спорангия. В дальнейшем клетки стенки спорангия вакуолизируются, а спорогенная ткань дифференцируется на центральный комплекс густоплазменных клеток (материнских клеток микроспор) и зону окружающих ва-

куолизированных клеток. Из клеток последней возникает тапетум (рис. 8, *7—9*). Сформированный микроспорангий представлен эпидермой и 5—6 слоями, включая тапетум.

Следует отметить, что ряд авторов, изучавших ранее развитие микроспорангия у представителей рода *Pinus* (Goebel, 1881; Haupt, 1953; Konar, 1960), полагали, что он инициируется из субэпидермальных инициалей. Хотя для *Pseudotsuga menziesii* (Allen, 1946; Allen, Owens, 1972) вопрос о локализации инициальных клеток в зачатке микроспорангия остался открытым, возможно, что инициация происходит за счет группы поверхностных клеток. У *Ephedra*, *Gnetum*, иногда *Welwitschia* (Fagerlind, 1961) и *Juniperus* (Brunkener, 1973) эти инициали могут располагаться как в эпидерме, так и субэпидерме.

Формирование стенки микроспорангия (гнезда пыльника) покрытосеменных растений обычно описывается за счет деления клеток париетального слоя. В огромном числе работ по эмбриологии париетальными клетками как при развитии пыльника, так и семязачатка, принято называть наружные производные, которые образуются при делении археспориальных клеток, при этом внутрь отделяются спорогенные клетки. Возникшие париетальные клетки формируют лишь часть стенки микроспорангия (с наружной, или дистальной, стороны) или сегмент в апикальной области нуцеллуса над формирующимся мегаспороцитом. Слои стенки микроспорангия возникают либо в центробежном (тапетум возникает первым в стенке микроспорангия — Warming, 1873), либо в центростремительном (тапетум является конечным продуктом делений производных париетального слоя — Carniel, 1961) направлении. Считается, что со стороны связника слои микроспорангия образуются из клеток прилегающей меристемы (см. Камелина, 1994б). Существует точка зрения (Carniel, 1961; Батыгина, 1974; Bhandari, Khosla, 1982), что и с внутренней стороны дифференцируется париетальный слой, возникающий из меристемы связника, т. е. париетальный слой имеет двойственное происхождеиие, и уже с ранних стадий вокруг спорогенной ткани формируется кольцо клеток, имеющих схожие структурные характеристики.

В сем. *Ericaceae* был выделен особый, Ericaceae-тип формирования стенки микроснорангия: дифференциация париетального слоя происходит в центростремительной последовательности, при этом тапетум возникает из ткани вторичного археспория (Батыгина и др., 1963). Чтобы отразить специфику генезиса тапетума при этом типе, авторы предложили оригинальную трактовку ряда понятий: первичный археспорий — ткань, производная меристемы пыльника, а вторичный археспорий — ткань, производная первичного археспория, которая может давать начало только спорогенным клеткам либо спорогенным клеткам и тапетуму. Следует упомянуть, что в большинстве современных работ понятия «первичный археспорий» и «вторичный археспорий» не употребляются. Вместо них используются термины «археспорий» и «спорогенная ткань» (Эмбриология.., 1994). Кроме того, в классификацию типов формирования стенки микроспорангия, предложенную позднее (Терехин и др., 1993), было решено не включать Ericaceae-тип в связи с дискуссионностью возможности образования тапетума из клеток вторичного археспория.

Тем не менее представления о первичном и вторичном археспории в пыльнике были использованы, хотя и несколько в ином смысле, и при описании развития его стенки у некоторых видов *Rhododendron*: *R. catawbiense*, *R. luteum*, *R. mucronulatum* (Якобсон, 1968, 1974). На стадии заложения гнезд пыльника Л. Я. Якобсон выявила в субэпидерме 3 особые клетки, которые после периклинальных делений образуют два слоя первичных археспориальных клеток. Внутренние первичные археспори-

альные клетки в дальнейшем образуют внутреннюю часть париетального слоя и так называемые первичные центральные клетки, а наружные — наружную часть париетального слоя и спорогенные клетки. Из клеток париетального слоя в центростремительной последовательности образуются эндотеций, 3—4 средних слоя и тапетум. Центральные клетки создают второй слой тапетума во внутренней части микроспорангия. К началу мейоза все клетки тапетума, независимо от происхождения, приобретают сходную морфологию и функции.

Таким образом, существуют различные точки зрения на происхождение слоев внутренней области стенки микроспорангия. Мы считаем, что процессы генезиса слоев стенки гнезда пыльника могут быть поняты исходя из общности в строении и развитии микро- и мегаспорангия цветковых растений (Шамров, 1999, 2002, 2006). Результаты нашего исследования свидетельствуют о том, что у *Allium caspium* (Шамров, 2006) и *Rhododendron schlippenbachii* (Шамров, Бабро, ориг. данные) первые стадии формирования микроспорангия (порядок деления инициалей и их вклад в построение стенки спорангия) идентичны начальным этапам инициации примордия семязачатка (рис. 9, *1—7*). Все слои микроспорангия, а также спорогенная ткань возникают, как правило, на базе 3 инициальных клеток, дифференцирующихся очень рано в субэпидерме каждого формирующегося микроспорангия (рис. 9, *1, 4*). Судьба этих клеток, делящихся сначала преимущественно периклинально, различна: центральная субэпидермальная клетка отделяет внутрь инициаль проксимальной части стенки микроспорангия и наружу археспориальную клетку, которая образует затем спорогенную и париетальную клетки (последняя инициирует образование всех слоев с дистальной стороны микроспорангия); латеральные субэпидермальные клетки образуют латеральные части стенки микроспорангия (рис. 9, *2, 3, 6, 7*). Эти представления во многом совпадают с трактовкой данных, полученных Якобсон (1968, 1974). Но в отличие от наших результатов Якобсон считала археспориальными не только наружные клетки, которые образуются при делении инициальных субэпидермальных клеток, но и внутренние, чтобы обосновать париетальное происхождение слоев стенки микроспорангия со стороны связника. Аналогичные данные были получены недавно при изучении пыльника у *Dioscorea nipponica* (Торшилова, Батыгина, 2005). Эти авторы, как и Якобсон, слои стенки микроспорангия с проксимальной стороны также называют париетальными.

В заключение хотел бы обсудить ряд дискуссионных вопросов по генезису спорангия у высших растений. Прежде всего следует остановиться на целесообразности использования понятий «лептоспорангиатный» и «эуспорангиатный» типы формирования спорангия. Как уже было отмечено, при лептоспорангиатном типе спорангий развивается из одной эпидермальной клетки, а при эуспорангиатном типе — из нескольких эпидермальных клеток (Goebel, 1881). Генезис спорангиев большинства высших споровых растений осуществляется в соответствии со вторым типом. Правомерность применения термина «эуспорангиатный» при описании формирования микро- и мегаспорангиев у голосеменных и покрытосеменных растений широко дискутируется в литературе (Warming, 1913; Schnarf, 1929, 1933; Bierhorst, 1971; Singh, 1978; Козубов и др., 1982). У покрытосеменных растений спорангии развиваются из группы субэпидермальных клеток. У голосеменных растений обнаружены все известные способы формирования спорангиев на базе группы клеток, дифференцирующихся в эпидермальном слое у одних видов, в субэпидермальном слое у других видов либо в обоих слоях у третьих. В связи с этим целесообразно сохранить термин «эуспорангиатный» для голосеменных и покрытосеменных растений, так как наличие переходных вариантов позволяет просле-

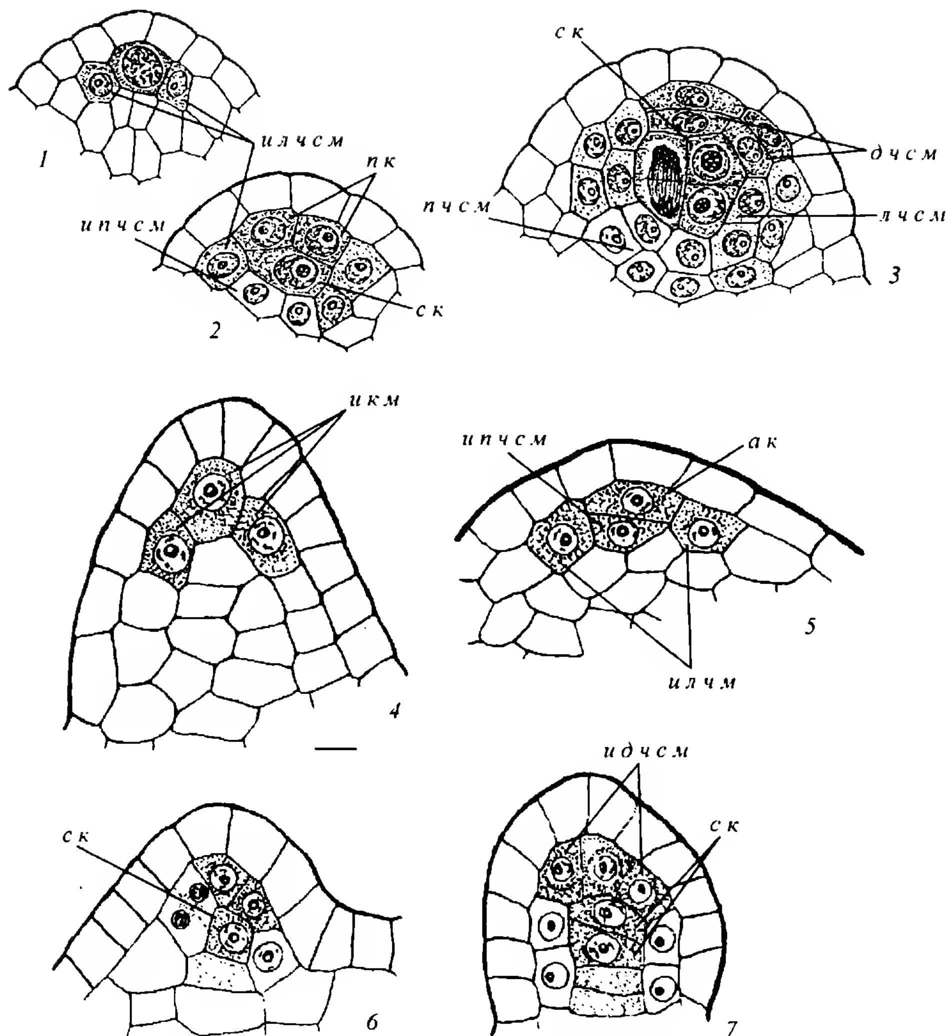


Рис. 9. Формирование мегаспорангия у покрытосеменных растений.

1—3 — *Allium caspium* (по: Шамров, 2006), *4—7* — *Rhododendron schlippenbachii* (Шамров, Бабро, ориг. данные). *1*, *4* — дифференциация ииициальных клеток микроспорангия в субэпидермальном слое, вндны ннициали латеральиой части стенки микроспораигня; *5* — деленне центральиой субэпидермальиой клетки на археспориальную (наружу) и ннициальную клетку проксимальиой частн стеики мнкроспорангия (внутрь); *2*, *3*, *6*, *7* — отделенне париетальиых клеток, формнрующнх стенку мнкроспорангия с дистальной стороны. *д ч с м* — дистальная часть стенкн микроспорангня, *и л ч с м* — ннициали латеральной частн стеикн микроспорангня, *и п ч с м* — иницналн проксимальиой части микроспораигия, *л ч с м* — латеральная часть стенки микроспорангия, *п к* — парнетальная клетка, *п ч с м* — проксимальная часть микроспорангия. Остальные обозиачення те же, что н на рис. 1—8.

дить возможные линии становления спорангиев разного происхождения при выявлении направлений эволюции других органов и структур.

Другой вопрос касается наличия противоречивых данных по особенностям развития спорангия. С одной стороны, это может быть связано с методическими трудностями при изучении и необходимостью использования более совершенных методик, позволяющих идентифицировать как инициальные клетки, так и их производные в ходе всего формирования спорангия. Однако в большей степени

эта проблема сопряжена с использованием термина «археспорий» при описании первых этапов возникновения спорангия. На ранних стадиях в субэпидермальном слое формирующегося зачатка спорангия выделяются по строению (более плотная цитоплазма и крупные ядра) клетки, которые Warming (1873, 1878) впервые описал у покрытосеменных растений как «инициальные (материнские) клетки зародышевого мешка», а Goebel (1880) предложил их назвать «археспорием» (греч. *arche* — начало и *sporá* — семя, спора). Однако стадия развития спорангия, на которой происходит дифференциация археспория, этими авторами и многими последующими исследователями не учитывалась. Следует подчеркнуть, что Goebel (1880, 1881) обратил внимание на то, что клетка археспория эуспорангиатных споровых растений является сестринской по отношению к клеткам стенки спорангия, в то время как у многих семенных растений она является материнской клеткой для формирующихся слоев этой стенки. Все это привело к тому, что во многих работах понятия «инициаль спорангия» и «археспорий» стали отождествляться. Анализируя развитие спорангия по лептоспорангиатному типу, можно видеть, что это различные понятия — от инициали спорангия до дифференциации археспория идут многократные деления клеток и происходит серия процессов. Археспорий в субэпидермальном слое спорангия появляется после того, как закончится отделение слоев клеток стенки спорангия сначала с его внутренней и латеральных сторон, а затем с наружной стороны. Лишь затем археспориальная клетка делится с образованием спорогенной (внутрь) и тапетальной (наружу). Таким образом, археспорий не дифференцируется в субэпидерме зачатка спорангия, а является результатом многократных делений его инициали.

Целесообразность использования этого положения правомерна и при анализе развития спорангиев по эуспорангиатному типу. Однако, как было уже отмечено ранее, за археспориальными (Bower, 1935; Smith, 1938) или спорогенными, образующимися на их основе (Haupt, 1953; Foster, Gifford, 1959; Brunkener, 1973), клетками не признавалась роль в формировании слоев стенки спорангия с дистальной стороны. Считалось, что слои стенки спорангия и археспорий (спорогенная ткань, материнские клетки спор) развиваются независимо либо история формирования слоев стенки спорангия начинается только с момента дифференциации клеток археспория в субэпидермальном слое, которые принимались за инициали спорангия. Поэтому и были введены понятия «первичный археспорий», «вторичный археспорий», «первичная стенка спорангия», «первичный париетальный слой», «вторичный париетальный слой» и была предложена гипотеза «стерилизация спорогенной ткани», позволявшие объяснить происхождение слоев стенки спорангия из париетальной ткани с дистальной стороны и из клеток меристемы или путем соматизации спорогенной ткани с латеральных и проксимальной сторон (Smith, 1900; Schnarf, 1929; Bower, 1935; Allen, 1946; Fagerlind, 1961, 1971; Батыгина и др., 1963; Якобсон, 1968; Brunkener, 1973; Singh, 1978; Терехин и др., 1993).

Именно в силу ряда имеющихся затруднений при трактовке понятия «археспорий» некоторые исследователи (Сладков, Гревцова, 1988, 1989) предлагают обозначать субэпидермальные клетки в апикальной части нуцеллуса и дистальной части стенки гнезда пыльника как «инициальные клетки стенки спорангия и археспория», а термин «археспорий» употреблять лишь для обозначения клеток, из которых возникают споры. К этому следует добавить, что при делении инициальных субэпидермальных клеток (при формировании тенуинуцеллятных семязачатков, нуцеллус которых представлен только эпидермальным слоем, инициали без делений преобразуются в спорогенные клетки и мегаспороциты) не все наружные производные становятся археспориальными клетками. В зависимости

от строения нуцеллуса (многослойного, например в крассинуцеллятном семязачатке) часть этих производных могут стать инициалями латеральной области нуцеллуса. Поэтому было предложено выделять промежуточный, или потенциально многоклеточный, археспорий (Шамров, 2002). В этом случае по типу археспория начинают дифференцироваться несколько клеток, но в дальнейшем формируется только один мегаспороцит (рис. 7, *5, 6*), и, таким образом, археспорий становится фактически одноклеточным (ложнооднюклеточный тип археспория, по Сладкову, Гревцовой, 1989).

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке гранта президента РФ поддержки ведущих научных школ РФ (проект № НШ-2096.2008.4) и программы ОБН РАН «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального природопользования».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов И. И., Абрамова А. Л. Цикл развитня моховидных // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 50—52.

Баранов П. А. История развития спорангия и спор у *Lycopodium clavatum* L. // Журн. Русск. бот. общ. 1925. № 8. С. 227—231.

Батыгина Т. Б., Терехин Э. С., Алимова Г. К., Яковлев М. С. Генезис мужских спорангиев *Gramineae* и *Ericaceae* // Бот. журн. 1963. Т. 48. № 8. С. 1108—1120.

Батыгина Т. Б. Эмбрнология пшенницы. Л., 1974. 206 с.

Камелина О. П. Микроспорангий // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994а. Т. 1. С. 40—41.

Камелина О. П. Тапетум // Эмбриология цветковых растений. Терминология и коицепции. СПб., 1994б. Т. 1. С. 46—47.

Козубов Г. М., Тренин В. В., Тихова М. А., Кондратьева В. П. Репродуктивные структуры голосеменных (сравнительное описание). Л., 1982. 104 с.

Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. Систематика растений. М., 1962. 726 с.

Кордюм Е. Л. Особениости раинего онтогенеза семяпочки с различным типом археспория у ряда представителей покрытосеменных // Цитология и генетика. 1968. Т. 2. № 5. С. 415—428.

Кордюм Е. Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.

Корчагина И. А. Систематика высших споровых растений с основами палеоботаники. СПб., 2001. 696 с.

Мейер К. И. Морфогения высшик растсннй. М., 1958. 255 с.

Мейер К. И. Практический курс морфологии архегониальных растений. М., 1982. 219 с.

Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. и др. Ботаиика с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М., 2006. 543 с.

Сладков А. Н., Гревцова Н. А. О формировании стенки микроспорангия покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1988. Т. 93. Вып. 4. С. 69—74.

Сладков А. Н., Гревцова Н. А. О формировании стенки мегаспорангня покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1989. Т. 94. Вып. 3. С. 75—79.

Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М.; Л., 1956. Т. 1. 488 с.

Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосемсниых. М.;Л., 1964. 236 с.

Тахтаджян А. Л. Отдел папоротниковидныс (*Polypodiophyta*) // Жизнь растений. М., 1978а. Т. 4. С. 149—254.

Тахтаджян А. Л. Отдел голосеменные (*Pinophyta*, или *Gymnospermae*) // Жизнь растений. М., 1978б. Т. 4. С. 257—263.

Тахтаджян А. Л. Ссмязачаток // Жизнь растений. М., 1980. Т. 5. Ч. 1. С. 49—53.

Терехин Э. С., Батыгина Т. Б., Шамров И. И. Классификация типов стенки микроспорангия у покрытосемсnных. Терминология и концепции // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 6. С. 16—24.

Торшилова А. А., Батыгина Т. Б. Развитие стенки пыльника тычиночного цветка *Dioscorea nipponica* (*Dioscoreaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 8. С. 1208—1215.

Тренин В. В. Введение в цитоэмбриологию хвойных. Петрозаводск, 1988. 152 с.

Чистяков И. Д. История развития спорангиев и спор высших тайнобрачных, пыльников и пыльцы явнобрачных. Анатомико-физиологическое исследование. I. Спорангии и споры. М., 1871. 98 с.

Шамров И. И. Примордий семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. С. 132—134.

Шамров И. И. Семязачаток цветковых растений. Принципы организации и типизация: дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1995. 479 с.

Шамров И. И. Развитие семязачатка и семени у *Paeonia lactiflora* (*Paeoniaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 6. С. 24—46.

Шамров И. И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 10. С. 3—35.

Шамров И. И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 10. С. 1—30.

Шамров И. И. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 11. С. 1601—1636.

Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб., 1994. Т. 1. 508 с.

Якобсон Л. Я. Развитие пыльников у рододендронов // Изв. АН Латв. ССР. Биология. 1968. № 12. С. 101—109.

Якобсон Л. Я. Развитие тапетума пыльника и особенности микроспорогенеза у рододендронов // Интродукция растений в ботанических садах Прибалтики. Рига, 1974. С. 56—63.

Allen G. S. The origin of the microsporangium of *Pseudotsuga* // Bull. Torrey Bot. Club. 1946. Vol. 73. N 6. P. 547—556.

Allen G. S., Owens J. N. The life history of Douglas-fir. Ottawa, 1972. 138 p.

Bhandari N. N., Khosla R. Development and histochemistry of anther in *Triticale* cv. Tri-1. I. Some new aspects in early ontogeny // Phytomorphology. 1982. Vol. 32. N 1. P. 18—27.

Benson M. Telangium scotti, a new species of *Telangium* (*Calymmatotheca*) showing structure // Ann. Bot. 1904. Vol. 18. N 79. P. 161—177.

Bienfait A. Recherches sur le sporophyte des fougères eusporangiates // Cellule. 1969. T. 67. Fasc. 3. P. 285—329.

Bierhorst D. W. Morphology of vascular plants. New York, 1971. 560 p.

Bouman F. Developmental studies of the ovule, integuments, and seed in some angiosperms. Naarden, 1974. 179 p.

Bouman F. The ovule // Embryology of angiosperms / Ed. by B. M. Johri. Berlin etc., 1984. P. 123—157.

Bower F. O. The comparative examination of the meristems of ferns as a phylogenetic study // Ann. Bot. 1889. Vol. 3. N 11. P. 305—392.

Bower F. O. Is the Eusporangiate or the Leptosporangiate the more primitive type in the ferns? // Ann. Bot. 1891. Vol. 5. N 18. P. 109—134.

Bower F. O. Studies in the morphology of spore-producing members: *Equisetineae* and *Lycopodineae* // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1894. Vol. 185B. P. 473—572.

Bower F. O. Studies in the morphology of spore-producing members: IV. The leptosporangiate ferns // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1899. Vol. 192B. P. 29—138.

Bower F. O. Primitive land plants also known as the Archegoniatae. London, 1935. 658 p.

Brunkener L. Beiträge zur Kenntnis der frühen Sporangienentwicklung der Pteridophyten und der Gymnospermen // Svensk Bot. Tidskr. 1973. Bd 67. Hf. 4. S. 333—400.

Camefort H., Boué H., Obre A. Reproduction et biologie des végétaux supérieurs. Cedex, 1997. 436 p.

Campbell D. H. Structure & development of the mosses & ferns. London; New York, 1895. 544 p.

Carniel K. Das Antherentapetum von *Zea mays* // Österr. Bot. Zeitschr. 1961. Bd 108. Hf. 1. S. 89—96.

Chamberlain C. J. Gymnosperms. Structure and evolution. Chicago; Illinois, 1935. 484 p.

Eames A. Morphology of vascular plants. Lower groups. New York; Toronto; London, 1936. 433 p.

Eames A. Morphology of angiosperms. New York; Toronto; London, 1961. 518 p.

Erspamer J. L. Ontogeny and morphology of the microsporangia in certain genera of the *Coniferales*. Diss. Univ.Calif., Berkeley. 1952.

Fagerlind F. The initiation and early development of the sporangium in vascular plants // Svensk Bot. Tidskr. 1961. Bd 55. Hf 2. S. 299—312.

Fagerlind F. The initiation and primary development of the sporangia and sporangial-forming organ systems in the genus *Ephedra* L. // Cellule. 1971. Vol. 68. Fasc. 3. P. 289—344.

Foster A. S., Gifford E. M. Comparative morphology of vascular plants. San Francisco, 1959. 555 p.

Goebel K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien // Bot. Zeit. 1880. Bd 38. N 32—33. S. 545—552, 561—571.

Goebel K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien // Bot. Zeit. 1881. Bd 39. N 42—44. S. 681—694, 697—706, 713—719.

Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1930. Teil 2. S. 643—1378.

Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1932. Teil 3. Hf. 1. S. 1379—1820.

Groß-Hardt R., Lenhard M., Laux T. WUSHEL signaling functions in interregional communication during *Arabidopsis* ovule development // Genes and Development. 2002. Vol. 16. P. 1129—1138.

Haupt A. W. Plant morphology. New York; Toronto; London, 1953. 464 p.

Herr J. M. The origin of the ovule // Amer. J. Bot. 1995. Vol. 82. N 4. P. 547—564.

Herr J. M. On the origin of the ovule: some key events and their impact // Acta Biol. Crac. Ser. Bot. 2000. Vol. 42. N 2. P. 21—30.

Hofmeister W. Die Entstehung des Embryo der Phanerogamen. Eine Reihe microscopischer Untersuchungen. Leipzig, 1849. 89 S.

Hofmeister W. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Enfaltung und Fruchtbildung der höherer Kryptogamen und Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 1851. 179 S.

Hofmeister W. Neue Beiträge zur Kenntnis der Embryobildung der Phanerogamen. II. Monokotyleдonen // Abh. Kongl. Sachs Ges. Wiss. 1861. Hf. 7. S.629—760.

Huttenberg von H. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin, 1955. 708 S.

Kemp M. Morphological and ontogenetic studies on *Torreya californica*. II. Development of the megasporangiate shoot prior pollination // Amer. J. Bot. 1959.Vol. 46. N 2. P. 249—261.

Konar R. N. The morphology and embryology of *Pinus roxburghii* Sar. with a comparison with *Pinus wallichiana* Jack // Phytomorphology. 1960. Vol. 10. N 3. P. 305—319.

Konar R. N., Banerjee S. K. The morphology and embryology of *Cupressus funebris* Endl. // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. N 3. P. 321—338.

Loze J.-C. Étude de ontogénèse de appareil reproducteur femelle de l'if *Taxus baccata* // Rev. Cytol. Biol. Vét. 1965. T. 28. P. 211—256.

McCoy R. W. On the embryology of *Swertia carolinensis* // Bull. Torrey Bot. Club. 1949. Vol. 76. N 6. P. 430—439.

Meeuse A. D. The bitegmic spermatophytic ovule and the cupule — a reconsideration of the so-called pseodo-monomerous ovary // Acta Bot. Neerl. 1964a. Vol. 13. N 1. P. 97—112.

Meeuse A. D. The angiospermous ovule as a clue to the origin of the flowering plants // Proc. X Intern. Bot. Congr. Edinburgh. 1964b. P. 21—22.

Meyen S. V. Origin of the angiosperm gynoecium by gamoheterotopy // Bot. J. Linn. Soc. 1988. Vol. 97. N 2. P. 171—178.

Mohl von H. Über das Sporangium der Cryptogamen. Diss. Tübingen, 1837. 40 S.

Owens J. N., Pharis R. P. Initiation and ontegeny of the microsporangiate cone in *Cupressus arizonica* in response to gibberellin // Amer. J. Bot. 1967.Vol. 54. N 10. P. 1260—1272.

Pankow H. Histogenetische Studien an den Blüten einiger Phanerogamen // Bot. Stud. 1962. Bd 13. S. 1—106.

Pant D. D. Evolutionary significance of ancient seeds and cupules // Current concepts in seed biology. Calcutta, 1992. P. 21—29.

Renault B. Structure comparée de quelques tiges de la flore carbonifère // Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. Sér. 2. 1879. T. 2. P. 213—348.

Sachs J. Text-book of botany morphological and physinlogical. Oxford, 1882. 980 p.

Sanwal M. Morphology and embryology of *Gnetum gnemon* // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. N 1—2. P. 243—264.

Satina S. Periclinal chimeras in *Datura* in relation to the development und structure of the ovule // Amer. J. Bot. 1945. Vol. 32. N 1. P. 72—81.

Schnarf K. Embryologie der Angiospermen. Berlin, 1929. 689 S.

Schnarf K. Embryologie der Gymnospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1933. Abt.II. Teil 2. Bd X/2. 304 S.

Shamrov I. I. Ovule classification in flowering plants — new approaches and concepts // Bot. Jahrb. Syst. 1998. Vol. 120. N 3. P 377—407.

Singh H. The life history and systematic position of *Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. // Phytomorphology. 1961. Vol. 11. N 1—2. P. 153—197.

Singh H. Embryology of gymnosperms // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin; Stuttgart, 1978. Bd X. Teil. 2. 302 S.

Singh H., Chatterjee L. A contribution to the life history of *Cryptomeria japonica* D. Don. // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. N 4. P. 429—445.

Smith F. G. Development of the ovulate strobulus and young ovule in *Zamia floribunda* // Bot. Gaz. 1910. Vol. 50. P. 128—141.

Smith G. M. Cryptogamic botany. New York; London, 1938. Vol. 2. 380 p.

Smith G. M. Cryptogamic botany. New York; Toronto; London, 1955a. Vol. 1. 546 p.
Smith G. M. Cryptogamic botany. New York; Toronto; London, 1955b. Vol. 2. 399 p.
*Smith R. W.*The structure and development of the sporophylls and sporangia of *Isoëtes* // Bot. Gaz. 1900. Vol. 29. N 4. P. 225—258, 323—346.
Steffen K., Landmann W. Entwicklungsgeschteund cytologische Untersuchugen am Balkentapetum von *Gentiana cruciata* L. und *Impatiens glandulifera* Royle // Planta. 1958. Bd 50. Hf. 4. S. 423—460.
Strasburger E. Die Angiospermen und die Gymnospermen. Jena, 1879. 173 S.
Thigem van Ph. Traité de botanique. Paris, 1891. Part 1. 1931 p.
Waldner M. Die Entwicklung der Sporogone von *Andreaea* und *Sphagnum*. Leipzig, 1887. 25 S.
Warming E. Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome // Bot. Abh.Gebiet. Morphologie und Physiologie. 1873. Bd 2. Hf. 2. S. 1—90.
Warming E. De l'ovule // Ann. Sci. Natur. Bot. Sér.6. 1878. T. 5. P. 175—266.
Warming E. Observations sur la valeur systématique de l'ovule // Mindeskr. Japet. Steenstr. København. 1913. T. 24. P. 1—45.
Waterkeyn L. Édude sur les Gnétales. I. Le strobile femelle, l'ovule et de grains de *Gnetum gnemon africanum* Welw. // Cellule. 1954. T. 56. Fasc.1. P. 103—146.
Wettstein R. R. Handbuch der systematischen Botanik. Leipzig; Wien, 1903—1908. Bd 2. 578 S.
Zawidski S. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Salvinia natans* // Beih. bot. Centralbl. 1912. Bd 28. S. 17—65.

SUMMARY

During evolution special spore-producing organs (sporangia) were formed in higher plants. Their development occurs within two types: leptosporangiate (leptosporangiate, or true ferns) and eusporangiate (majority of higher plants) ones. An appropriateness of using the term «eusporangiate» for gymnosperms and angiosperms is debatable. Sporangia of spore-producing plants are of epidermal origin: from a single cell when leptosporangiate type, sporangium wall consisting of epidermal layer; from a group of cells when eusporangiate type, sporangium wall usually having several layers.

Early stages of megasporangia and microsporangia development in a number of sporeproducing higher plants proceed similarly. In spite of sharply significant morphological differences, the first developmental phases of both sporangia types in seed plants take place in similar way too. Gymnosperms demonstrate all the known patterns if sporangia formation. Each sporangium is referable in origin to the common outgrowth of a group of cells, which are differentiated in epidermal layer, or in subepidermal one, or in the both layers simultaneously. The first stages of microsporangium and ovular primordium development in angiosperms are identical. The common features are following: initiation of these structures due to periclinal divisions of subepidermal cells, the same order in divisions of these cells and their contribution to wall sporangium organization. Terminological questions concerning sporangium genesis in higher plants are discussed.

УДК 581.8

© Ю. В. Гамалей, Д. Р. Баташев, М. В. Пахомова

СТРУКТУРА ТЕРМИНАЛЬНОЙ ФЛОЭМЫ В СЕМЕЙСТВЕ *RUBIACEAE* В СВЯЗИ С ЕГО ФИЛОГЕНИЕЙ

Yu. V. GAMALEI, D. R. BATASHEV, M. V. PAKHOMOVA.

TERMINAL PHLOEM STRUCTURE OF *RUBIACEAE* FAMILY IN THE CONTEXT OF ITS PHYLOGENY

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 346-36-43
E-mail: gamalei@gmail.ru
Поступила 19.06.2008

Методами электронной микроскопии изучена структура терминальной флоэмы в 24 родах сем. *Rubiaceae*. Проведенный анализ показал, что по структурным характеристикам изученные роды распадаются на две группы, соответствующие симпластной и апопластной линиям эволюции терминальной флоэмы. Симпластная линия представлена 19 родами тропических и субтропических деревьев и кустарников из подсемейств *Cinchonoideae*, *Guettardoideae*, *Ixoroideae* и *Rubioideae* эоценового и олигоценового происхождения; апопластная — 5 родами однолетних и многолетних трав умеренных широт трибы *Rubieae*, появившейся в миоцене. Среди древесных представителей семейства прослеживается тенденция увеличения степени развития симпластных связей между флоэмой и мезофиллом даже на фоне редукции древесного габитуса. Травянистые представители имеют однотипную, продвинутую в апопластном направлении структуру флоэмных терминалей. Сопоставление диапазона структурных типов терминальной флоэмы сем. *Rubiaceae* с таковым в изученных ранее семействах двудольных позволяет предположить существование в семействе двух филогенетических линий, имеющих разный возраст. Триба *Rubieae* представляет последнюю, самую молодую по времени возникновения ветвь эволюции в направлении в целом сем. *Rubiaceae* не свойственному.

Ключевые слова: терминальная флоэма, клетки-спутники, симпласт, апопласт, *Rubiaceae*.

Сокращения: КС — клетка-спутник, СЭ — ситовидный элемент. Другие сокращения приведены в подписях к таблицам и рисункам.

Итогом многолетних структурно-функциональных исследований терминальной флоэмы листьев двудольных и анализа собранной базы данных стало установление принципиальных различий организации транспортных потоков в листьях этих растений (Гамалей, 2004). По результатам комплексных исследований терминальной флоэмы выделены две линии эволюции флоэмных терминалей двудольных — «симпластная» и «апопластная». Линии различаются структурой зоны контакта мезофилла и флоэмы и руслом движения транспортных потоков между ними. В настоящее время продолжается обобщение результатов с целью создания эволюционных и экологических рядов сосудистых растений по этой группе признаков (Гамалей и др., 2008). Показано, что разнообразие организации и функционирования терминальной флоэмы отражает возраст и эволюционную историю таксонов. Исследования, проведенные на материале нескольких сотен видов двудольных, выявили постоянство типа терминальной флоэмы на уровне вида, высокую специфичность на уровне рода и семейства и менее выраженную на уровне порядков и под-

классов (Гамалей, 2004). Такая закономерность говорит о высокой генетической детерминированности и консервативности организации терминальной флоэмы и о несомненной ценности использования ее признаков для систематики и филогении. Некоторые таксоны оказались особенно интересны для исследований филогенетических взаимосвязей на основе эволюционных рядов терминальной флоэмы. Например, в семействах *Apocynaceae* и *Scrophulariaceae*, бывших объектами предыдущих публикаций авторов, найдено разнообразие структурных типов флоэмных окончаний, свидетельствующее о нескольких линиях их эволюции в пределах семейства (Баташев, Гамалей, 2005; Гамалей, 2007).

Еще одно семейство, которому свойственно подобное разнообразие типов терминальной флоэмы, — *Rubiaceae* (Гамалей, 1990, 2004). Будучи одним из наиболее крупных среди семейств покрытосеменных (около 600 родов и более 10 000 видов — Takhtajan, 1997), *Rubiaceae* представляет собой монофилетичную группу, объединяющую виды, распространенные по всему миру, но особенно богато представленную в тропических флорах. Филогенетические взаимоотношения внутри этого семейства интенсивно исследуются и обсуждаются. Предпочтение обычно отдается морфологическим и анатомическим исследованиям (Bremer et al., 1999; Bremer, Manen, 2000; Piesschaert et al., 2000). В последние годы все активнее вовлекаются в обсуждение материалы молекулярной филогении (Andreasen, Bremer, 2000; Bremer, Manen, 2000; Persoon, 2000; Thulin, Bremer, 2004; Lantz, Bremer, 2005).

В настоящей работе проведен рекогносцировочный анализ разнообразия типов терминальной флоэмы в сем. *Rubiaceae* на примере 24 родов представителей 4 подсемейств — *Cinchonoideae*, *Guettardoideae*, *Ixoroideae*, *Rubioideae* (Takhtajan, 1997). Полученные данные анализируются по линиям симпластной и апопластной эволюции терминальной флоэмы в пределах данного семейства. Результаты проецируются на представления о филогении семейства и возрасте отдельных филогенетических ветвей (Bremer, Eriksson, 1992, 2005; Bremer, Manen, 2000).

Материал и методика

Методами трансмиссионной электронной микроскопии изучено строение терминальной флоэмы листа у 30 видов сем. *Rubiaceae*, относящихся к 4 подсемействам и 24 родам: *Cinchonoideae* (*Adina, Calycophyllum, Catesbaea, Cephalanthus, Cinchona, Nauclea, Rondeletia*); *Guettardoideae* (*Guettarda*); *Ixoroideae* (*Chiococca, Coffea, Coprosma, Gardenia, Ixora, Randia*); *Rubioideae*: деревья (*Hamelia, Mitchella, Paederia, Pentas, Serissa*); травы (*Asperula, Cruciata, Galium, Rubia, Sherardia*).

Источники образцов для анатомических исследований:

1) оранжереи БИН РАН — *Adina racemosa* Miq., *A. rubella* Hance, *Calycophyllum candidissimum* DC., *Catesbaea spinosa* L., *Cephalanthus occidentalis* L., *Chiococca alba* (L.) Hitchc., *Cinchona pubescens* Vahl, *Coffea arabica* L., *Coprosma repens* A.Rich., *Gardenia jasminoides* Ellis, *G. radicans* Thunb., *Guettarda uruguensis* Cham. et Schlecht., *Hamelia patens* Jacq., *Ixora coccinea* L., *Mitchella repens* L., *Nauclea orientalis* L., *Paederia scandens* Merr., *Pentas lanceolata* (Forssk.) Deflers, *Randia dumetorum* Lam., *Rondeletia odorata* Jacq., *Serissa foetida* (L. f.) Lam.;

2) открытый грунт парка пансионата «Белые ночи», Дагомыс — *Adina rubella* Hance, *Cephalanthus occidentalis* L., *Mitchella repens* L., *Paederia scandens* Merr., *Gardenia radicans* Thunb.;

3) флора Хопёрского заповедника — *Asperula odorata* L., *Galium aparine* L., *G. boreale* L., *G. capsicum* Stev., *G. verum* L., *Rubia cordifolia* L., *Sherardia arvensis* L.;

ТАБЛИЦА 1

Структурные признаки терминальных пучков изученных представителей сем. *Rubiaceae*

Вид	Жизненная форма	Область распространения	Тип ФТ	Симметрия мелкой жилки	Число типов КС	ПП	ПО	Тип пластид КС	ФП	Соотношение КС/СЭ	Примечании
Cinchona pubescens Vahl	дер. 15—25 м	Троп. Америка	0-1A	—	1	++	—	лп	—	2 : 1	Вторичные утолщения в клетках обкладки
Mitchella repens L.	куст.		0-1A	—	2	+/—	—	лп	—	3 : 2	ПП между клетками обкладки
Serissa foetida (L. f.) Lam.	куст.		0-1A	—	1		—	лп	—	3 : 2	ПП между клетками обкладки
Adina racemosa Miq.	дер.	Китай, Япония	1A	+	2	+/—	—	лп	—	1 : 1	Механические волокна
A.rubella Hance	куст.		1A	+	2	++/—	—	лп	—	1 : 1	В разных КС различное наполнение ретикулума
Calycophyllum candidissimum DC.	дер.		1A	+	2	++/—	—	лп	—	1 : 1	
Cephalanthus occidentalis L.	куст.		1A	+	2	+/—	—	лп	—	1 : 1	
Coprosma repens A. Rich.	вчз. куст. или дер.	Н. Зеландия, скалы	1A	+	1	+	—	лп	—	1 : 1	
Nauclea orientalis L.	дер.	Троп. Америка	1A	+	1	+	—	лп	—	1 : 1	
Paederia scandens Merr.			1A		1	++	—	лп	—	1 : 1	
Chiococca alba (L.) Hitchc.	куст.	Троп. Америка	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	Два типа ретикулума
Coffea arabica L.	дер.	Троп. Африка	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	Механические волокна
Gardenia jasminoides Ellis	вчз. куст.	Субтр. Китай	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	Механические волокна
G. radicans Thunb.	вчз. куст.	Субтропики	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	
Guettarda uruguensis Cham. et Schlecht.	дер.	Аргентина, Бразилия	1B	+	1	+++	—	лп	—	1 : 1	
Hamelia patens Jacq.	дер.	Америка	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	
Ixora coccinea L.	куст.	Тропики	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	
Pentas lanceolata (Forssk.) Deflers	п/куст.	Троп. Африка	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	
Randia dumetorum Lam.	дер.	Троп. Америка	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	
Rondeletia odorata Jacq.	вчз.куст.	Куба, Панама	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	
Catesbaea spinosa L.	дер.	Троп. Америка	1B	+	1	++	—	лп	—	1 : 1	
Триба *Rubieae*											
Asperula odorata L.	мн.тр.	Умерен. широта	2B	+	1	—	+	хл	+	2 : 1	
Cruciata glabra L.	мн. тр.	Умерен. широта	2B	+	1	—	+	хл	+	2 : 1	
Galium (5 видов)	одн. и мн. тр.	Умерен. широта	2B	+	1	—	+	хл	+	2 : 1	
Rubia cordifolia L.	мн.тр.	Умерен. широта	2B	+	1	—	+	хл	+	2 : 1	
Sherardia arvensis L.	одн.тр.	Умерен. широта	2B	+	1	—	+	хл	+	2 : 1	

Примечание. ФТ — флоэмные терминали, ПП — плазмодесменные поля, ПО — протуберанцы оболочки, СЭ — ситовидный элемент, ФП — флоэмная паренхима, КС — клетки-спутники. Жизненная форма: дер. — дерево, куст. — кустарник, вчз. — вечнозеленый, п/куст. — полукустарник, мн. — многолетний, одн. — однолетник.

4) флора Ленинградской обл. — *Cruciata glabra* (L.) Ehrend.;
5) флора горного Алтая — *Galium krylovianum* (Serg.) Pobed.

Трансмиссионная электронная микроскопия. Для фиксации использовались закончившие рост листья. Из крупных листьев вырезались образцы размером 2 × 4 мм, удаленные от края листа и от крупных жилок; мелкие листья фиксировались целиком. По каждому виду материал брался в нескольких повторностях из 3—4 листьев одного возраста. Фиксацию проводили по стандартной методике: 3 ч 3%-м глютаровым альдегидом на фосфатном буфере (pH 7.2) и 16 ч 2%-м раствором четырехокиси осмия в том же буфере. Материал обезвоживали, проводя через серию спиртов повышающейся концентрации, насыщали ацетоном и заливали в эпоновую эпоксидную смолу (Fluka-Sigma-Aldrich, Германия), растворенную в ацетоне. Ультратонкие срезы (40—60 нм) получали стеклянным ножом на ультратоме LKB III (Стокгольм, Швеция) и контрастировали на сетках уранилацетатом и цитратом свинца. Наблюдения и съемку вели на электронном микроскопе Hitachi HU-700 (Япония). Для анализа ультраструктуры использовали фотографии 3—5 поперечных срезов 2—4 жилок последнего порядка ветвления.

Подробное описание ключа к диагностике типов терминальной флоэмы приведено в предыдущих работах (Гамалей, 2004; Баташев, Гамалей, 2005). Типы и подтипы флоэмных терминалей выделены на основании совокупного анализа признаков (табл. 1 и 2): 1) клеточный состав терминальной флоэмы; 2) конфигурация и симметрия пучков, форма клеток; 3) наличие/отсутствие плазмодесменных полей на стенках спутников, общих с клетками мезофилла; 4) наличие/отсутствие протуберанцев оболочки в клетках-спутниках и клетках флоэмной паренхимы; 5) тип пластид в клетках-спутниках и клетках флоэмной паренхимы.

ТАБЛИЦА 2

Типы клеток-спутников терминальной флоэмы у представителей сем. *Rubiaceae*

«intermediary cells»	«ordinary cells»	«transfer cells»
Adina racemosa	*Adina racemosa*	*Asperula odorata*
A. rubella	*A. rubella*	*Cruciata glabra*
Calycophyllum candidiss	*Calycophyllum candidiss*	*Galium aparine*
Cephalanthus occidentalis	*Cephalanthus occidentalis*	*G. boreale*
Chiococca alba		*G. capsicum*
Cinchona pubescens		*G. krylovianum*
Coffea arabica		*G. verum*
Coprosma repens		*Rubia cordifolia*
Catesbaea spinosa		*Sherardia arvensis*
Gardenia jasminoides		
G. radicans		
Guettarda uruguensis		
Hamelia patens		
Ixora coccinea		
Mitchella repens		
Nauclea orientalis		
Paederia scandens		
Pentas lanceolata		
Randia dumetorum		
Rondeletia odorata		
Serissa foetida		

Результаты

По результатам исследований структуры мелких жилок среди представителей сем. *Rubiaceae* выделены две крупные группы видов, соответствующие симпластному и апопластному типу организации терминальной флоэмы.

Симпластный тип. В группу вошли 20 видов с открытой относительно мезофилла флоэмой (Гамалей, 1990): *Adina racemosa, A. rubella, Calycophyllum candidissimum, Catesbaea spinosa, Cephalanthus occidentalis, Chiococca alba, Cinchona pubescens, Coffea arabica, Coprosma repens, Gardenia jasminoides, G. radicans, Guettarda uruguensis, Hamelia patens, Ixora coccinea, Mitchella repens, Nauclea orientalis, Paederia scandens, Pentas lanceolata, Rondeletia odorata, Serissa foetida.* Степень открытости флоэмы относительно мезофилла в этой группе варьирует в широких пределах; она представлена тремя структурными подтипами.

Подтип 1В — симпластный продвинутый. У *Catesbaea spinosa, Chiococca alba, Coffea arabica, Gardenia jasminoides, G. radicans, Guettarda uruguensis, Hamelia patens, Ixora coccinea, Pentas lanceolata, Randia dumetorum, Rondeletia odorata* обширные плазмодесменные поля связывают мезофилл и КС терминальной флоэмы (рис. 1; 2; 3, *2*). Мелкие жилки перечисленных видов располагаются в губчатом мезофилле. Они симметричны относительно оси пучка, состоят из нескольких трахеальных элементов и 2—5 комплексов КС/СЭ. Флоэмная паренхима в мелких жилках этих видов отсутствует. Число КС, как правило, соответствует числу СЭ (отношение КС/СЭ близко к 1 : 1). Все КС флоэмных терминалей этих видов представляют собой типичные «intermediary cells» с большими плазмодесменными полями (Гамалей, 1974). Эндоплазматический ретикулум КС у *Chiococca alba* сложен двумя группами лабиринтообразных вакуолей: крупных с электронноплотным и мелких с электронннопрозрачным содержимым (рис. 2; 3, *1*, *2*). Каждые из них объединены между собой, т. е. имеют сетевую структуру. У *Guettarda uruguensis* цистерны ретикулума с электронноплотным содержимым соединены с цистернами с электроннопрозрачным содержимым (рис. 1, *2*). У *Catesbaea spinosa, Coffea arabica, Gardenia jasminoides, G. radicans, Hamelia patens, Ixora coccinea, Pentas lanceolata, Rondeletia odorata* содержимое ретикулума электроннопрозрачное.

Подтип 1А — симпластный примитивный. Он представлен видами *Adina racemosa*, *A. rubella*, *Calycophyllum candidissimum, Cephalanthus occidentalis*, *Coprosma repens, Nauclea orientalis* и *Paederia scandens*. Флоэмные окончания этих видов включают КС двух типов, различающихся по ультраструктуре. Фланговые КС, аналогичные по положению «intermediary cells» предыдущей группы, у этих видов имеют небольшое число мелких плазмодесменных полей, но в целом их можно отнести к типу «intermediary cells». Эндоплазматический ретикулум этих клеток у *Adina racemosa*, *A. rubella*, *Cephalanthus occidentalis* имеет электронноплотное содержимое, в то время как у *Coprosma repens* и *Paederia scandens* оно электроннопрозрачное. КС абаксиально расположенных комплексов представлены типом «ordinary cells». Последние в отличие от «intermediary cells» не связаны с мезофиллом плазмодесменными полями, только одиночными плазмодесмами, и имеют менее плотную цитоплазму. Эндоплазматический ретикулум этих клеток обычно электроннопрозрачный. В тех случаях, когда ретикулум спутников имеет электронноплотное содержимое, аналогичное по плотности содержимое обнаруживается и в вакуолях мезофилла (рис. 1, *2*) и в полостях ситовидных трубок (рис. 2, *1*), свидетельствуя о непрерывности транспортного канала ретикулума в этом клеточном ряду. Этот факт может использоваться в качестве окончательного аргумента против интерпретации симпластного транспорта сахаров как транспорта по ци-

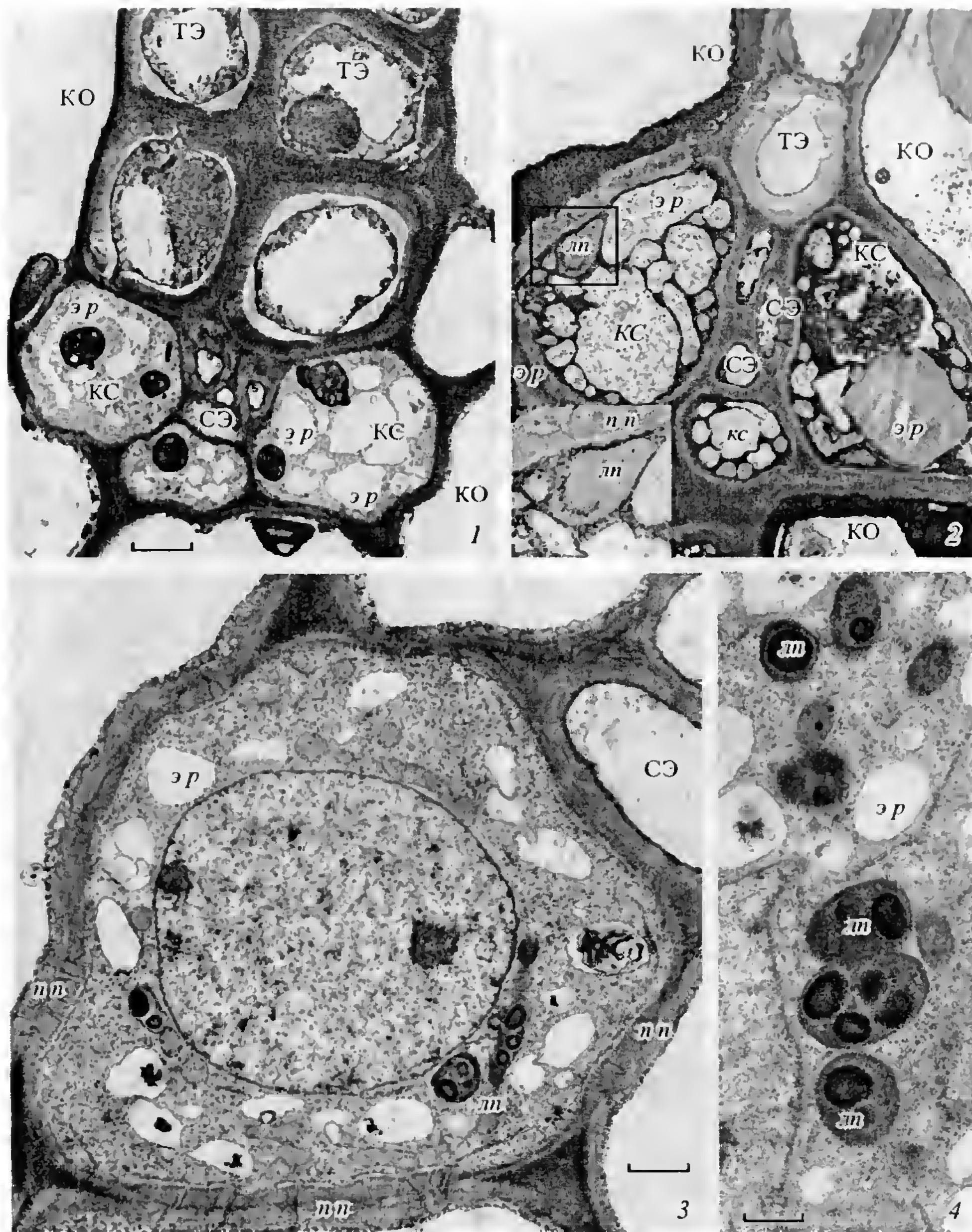


Рис. 1. Симпластный продвинутый тип терминальной флоэмы (1В).

1 — *Coffea arabica*, поперечный срез мелкой жилки; *2* — *Guettarda uruguensis*, поперечный срез мелкой жилки; *3*, *4* — *Catesbaea spinosa*, общий вид и деталь клетки-спутника. КС — клетка-спутник, СЭ — ситовидный элемент, ТЭ — трахеальный элемент, КО — клетка обкладки пучка, *п п* — плазмодесменное поле, *лп* — лейкопласт, *э р* — эндоплазматический ретикулум. Масштабные линейки, мкм: *1*—*3* — 5, *4* — 1.

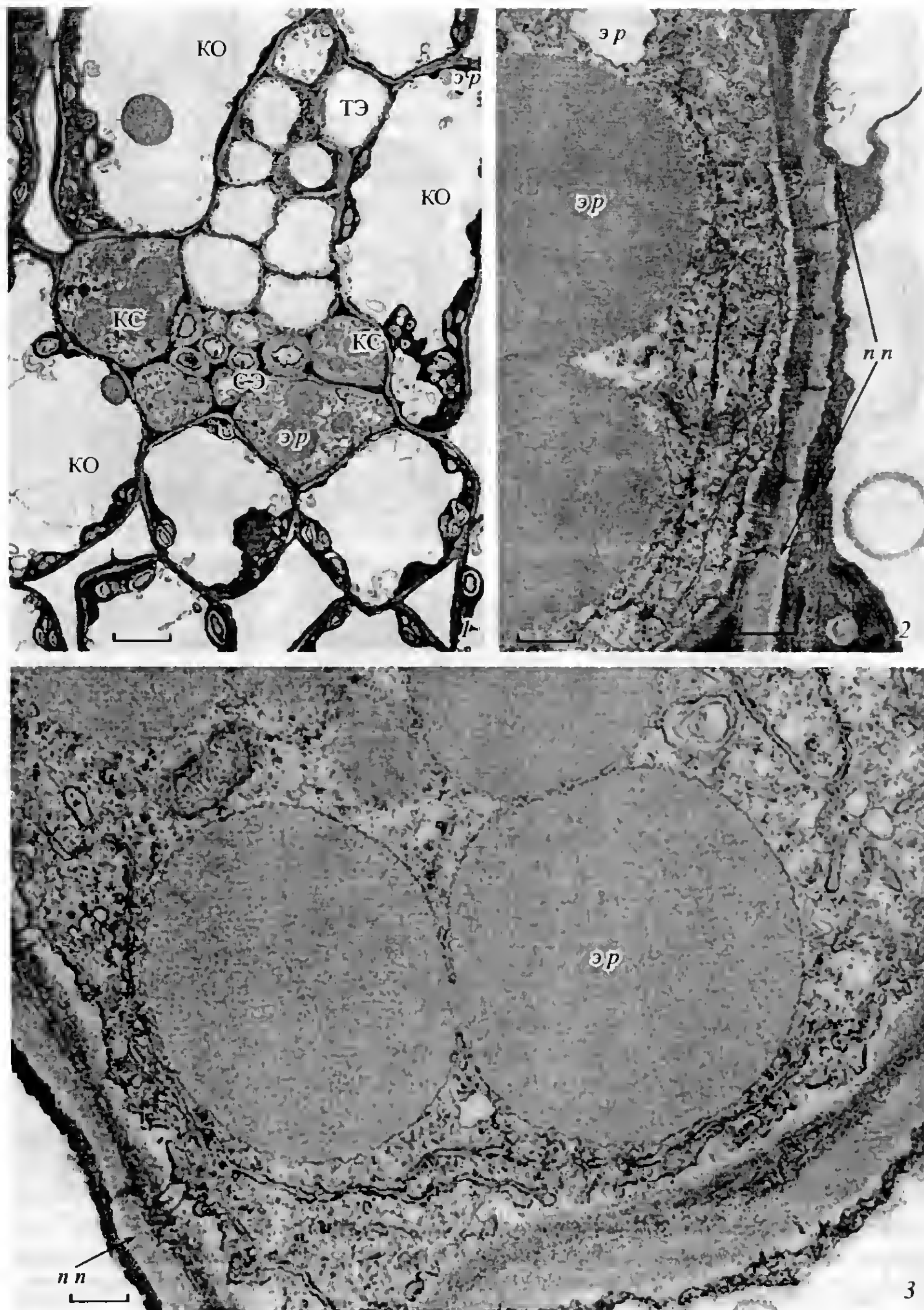


Рис. 2. Симпластный продвинутый тип терминальной флоэмы (1В).

1 — *Chiococca alba*: поперечный срез мелкой жилки; *2, 3* — фрагменты К С с обширным плазмодесменным полем и зоной контакта двух крупных цистерн эндоплазматического ретикулума (*э р*) с электронноплотным содержимым. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки, мкм: *1* — 10; *2, 3* — 1.

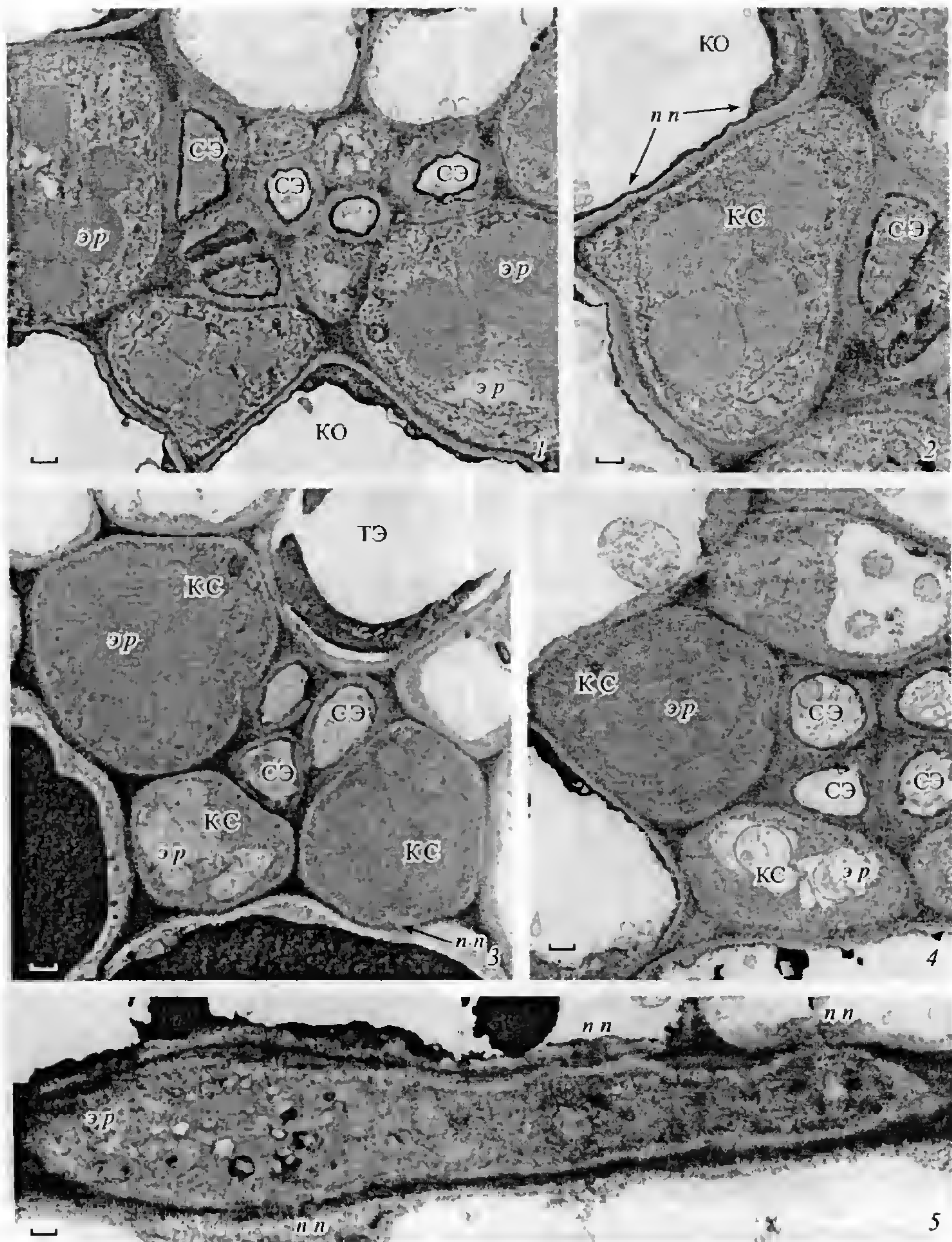


Рис. 3. Симпластный продвинутый (*1*, *2*) и примитивный (*3*—*5*) типы терминальной флоэмы (1В, 1А).

1, *2* — *Chiococca alba*: СЭ/КС терминальной флоэмы с разным по плотности содержимым ретикулума и полостей; *3*—*5* — *Adina rubella*: поперечный срез мелкой жилки и продольный срез клетки-спутника. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки: *1*—*5* — 1 мкм.

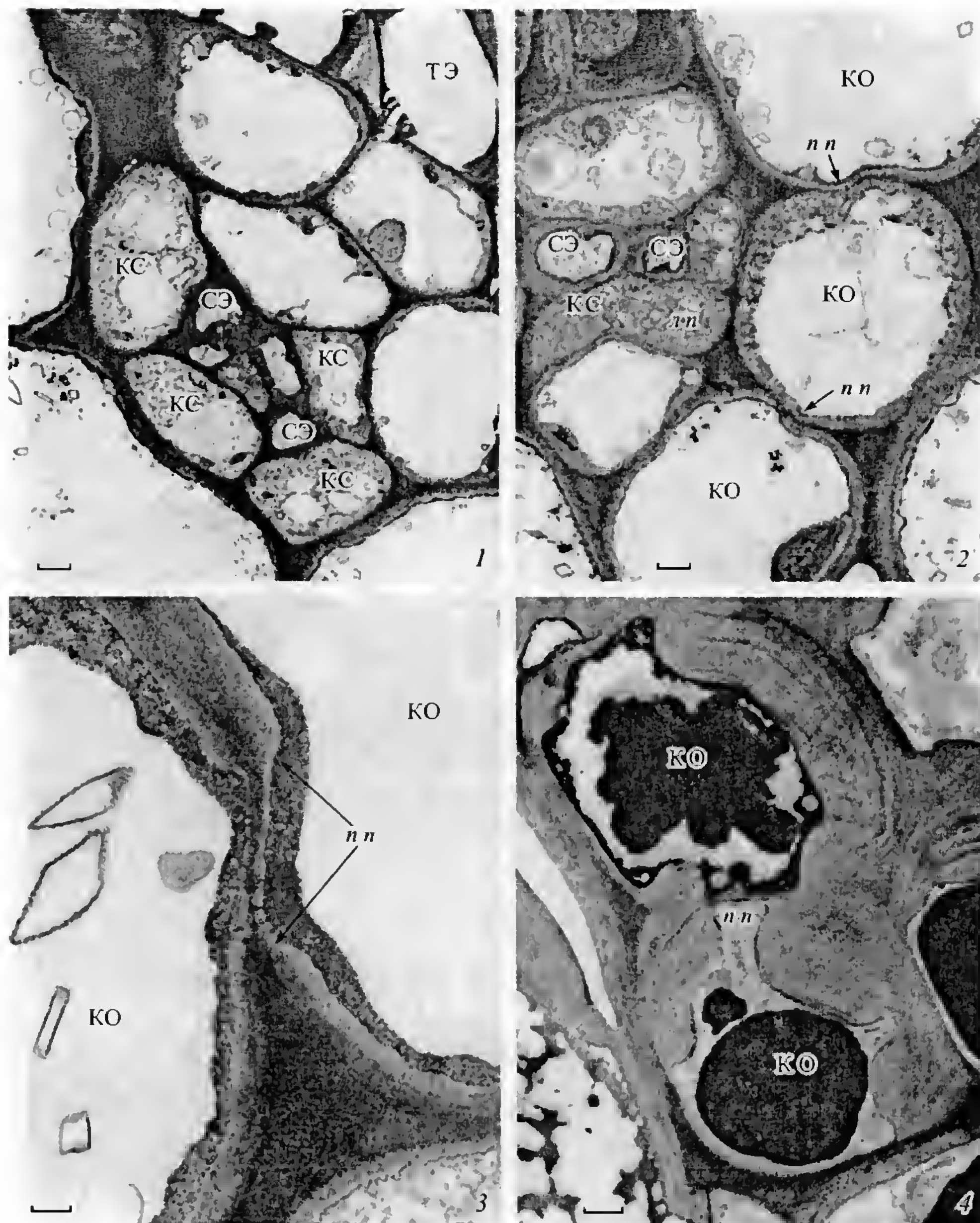


Рис. 4. Анцестральный симпластно-апопластный тип терминальной флоэмы (0 — 1А).

1—3 — Mitchella repens: поперечный срез и фрагмент мелкой жилки (*1*): обкладка пучка и плазмодесменное поле между двух клеток обкладки (*2, 3*); *4 — Cinchona pubescens*, клетки обкладки с аторичными утолщениями клеточной стенки и плазмодесмениым полем между ними. Обозначения те же, что и на рис. 1. Масштабные линейки: *1—4* — 1 мкм.

топлазме и содержимого ситовидных трубок как цитоплазматического (см.: Schulz, 1997).

<u>Подтип 0-1А</u> — симпластно-апопластный. Терминальная флоэма *Cinchona pubescens, Mitchella repens, Serissa foetida* обладает рядом примитивных черт. Блоки КС/С Э располагаются асимметрично относительно осевой плоскости жилки.

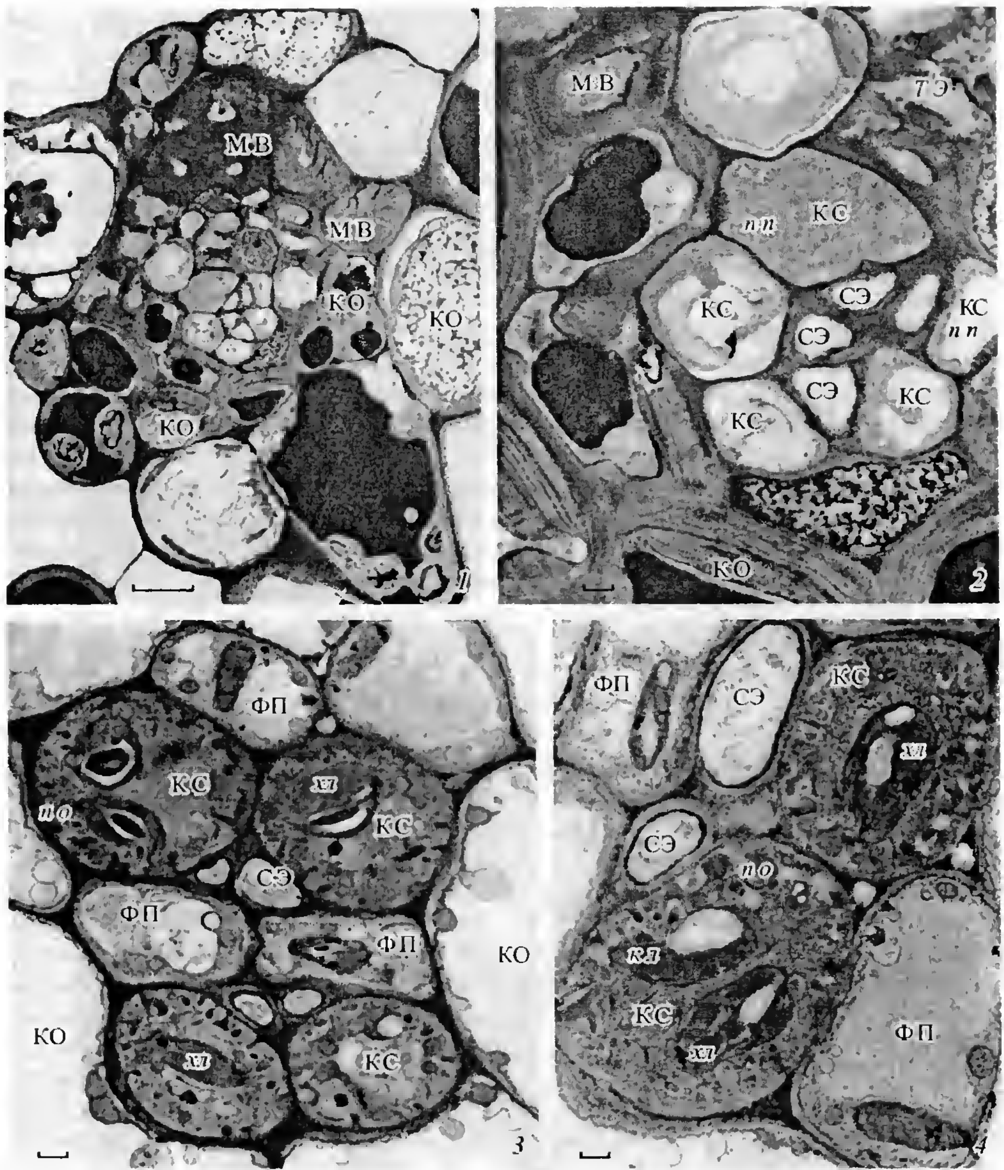


Рис. 5. Симпластно-апопластный (*1*, *2*) и продвинутый апопластный (*3*, *4*) типы терминальной флоэмы (0 — 1А, 2В).

1, *2* — *Cinchona pubescens*, поперечный срез мелкой жилки и ее флоэмы; *3*, *4* — *Galium krylovianum*, поперечный срез мелкой жилки и ее флоэмы.

МВ — механические волокна, ФП — флоэмная паренхима. *п о* — протуберанцы клеточной оболочки. *хл* — хлоропласт. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2. Масштабные линейки, мкм: *1* — 10, *2*—*4* — 1.

Плазмодесменные поля некрупные и довольно редкие. Характерной особенностью всех перечисленных видов является специфичная обкладка, клетки которой в большей степени соединены плазмодесменными связями друг с другом, чем с клетками соседних тканей. Плазмодесменные поля в данном случае значительно отличаются от таковых у КС: в КС они, как правило, располагаются в подушковидных утолще-

ниях клеточной стенки, тогда как в клетках обкладки плазмодесменные поля располагаются на утонченных участках клеточной стенки (рис. 4, *3*, *4*). Клеточная оболочка клеток обкладки пучков *Cinchona pubescens* имеет вторичные утолщения (рис. 4, *4*; 5, *1*, *2*).

Апопластный тип. Вторую группу образовали апопластные виды с однотипным, в равной степени продвинутым строением флоэмных терминалей — подтип 2В (апопластный продвинутый). В группу вошли все изученные представители трибы *Rubieae*: *Asperula odorata*, *Cruciata glabra*, *Galium aparine*, *G. boreale*, *G. capsicum*, *G. krylovianum*, *G. verum*, *Rubia cordifolia*, *Sherardia arvensis*. Это однолетние и многолетние травянистые виды умеренных широт с закрытой относительно мезофилла терминальной флоэмой (Гамалей, 1990, 2004). Для терминальной флоэмы этого типа характерно чередование блоков КС/СЭ и клеток флоэмной паренхимы. Клеточный состав мелких жилок практически постоянен и включает 2—4 трахеальных элемента и 2—4 комплекса КС/СЭ, каждый СЭ соединен с двумя КС (отношение КС/СЭ 2 : 1). Ультраструктурные особенности КС позволяют отнести их к типу «transfer cells» (Pate, Gunning, 1969): их пластиды представлены развитыми крахмалсодержащими хлоропластами, а клеточная стенка образует многочисленные, обращенные внутрь клеточной полости протуберанцы (рис. 5, *3*, *4*). Клетки вакуолизируются в условиях подавления оттока, но эндоплазматический ретикулум в виде транспортной сети, такой как в «intermediary cells», в них не возникает.

Обсуждение

Порядок *Gentianales* включает в себя четыре крупных и девять небольших семейств. Нами подробно исследована терминальная флоэма всех четырех крупных семейств этого порядка: *Apocynaceae*, *Asclepiadaceae*, *Gentianaceae* и *Rubiaceae* (Гамалей, 1990; Баташев, Гамалей, 2000, 2005; настоящая статья). Данные по другим девяти семействам этого порядка пока отсутствуют. Из всех исследованных семейств представители сем. *Rubiaceae* обладают наиболее продвинутой структурой терминальной флоэмы как в симпластном (*Asclepiadaceae*, *Apocynaceae*, *Rubiaceae*), так и в апопластном направлении (*Gentianaceae*, *Rubiaceae*). Тропические и субтропические деревья, лианы, кустарники этого семейства (*Adina racemosa, Calycophyllum candidissimum, Cephalanthus oxidenthalis, Chiococca alba, Coprosma repens, Coffea arabica, Catesbaea spinosa, Guettarda uruguensis, Hamelia patens, Ixora coccinea, Nauclea orientalis, Pentas lanceolata, Randia dumetorum, Rondeletia odorata*) — продвинутые симпластные растения. Многолетние и однолетние травы умеренных широт (*Asperula odorata*, *Cruciata glabra, Galium aparine*, *G. boreale*, *G. capsicum*, *G. verum*, *Rubia cordifolia*, *Sherardia arvensis*) — ярко выраженные апопластные растения.

Симпластная линия эволюции. Для отнесения видов к симпластной группе организации терминальной флоэмы ключевым признаком является наличие плазмодесменных полей на границе между КС и хлоренхимной обкладкой проводящих пучков. По степени развития симпластных связей изученные виды симпластной группы сем. *Rubiaceae* подразделяются на три подгруппы, соответствующие трем структурным подтипам терминальной флоэмы: продвинутому симпластному (подтип 1В), примитивному симпластному (подтип 1А) и симпластно-апопластному (подтип 0-1А) (рис. 6).

Продвинутый симпластный подтип 1В, являясь одной из вершин структурной специализации терминальной флоэмы, обладает наибольшей универсальностью

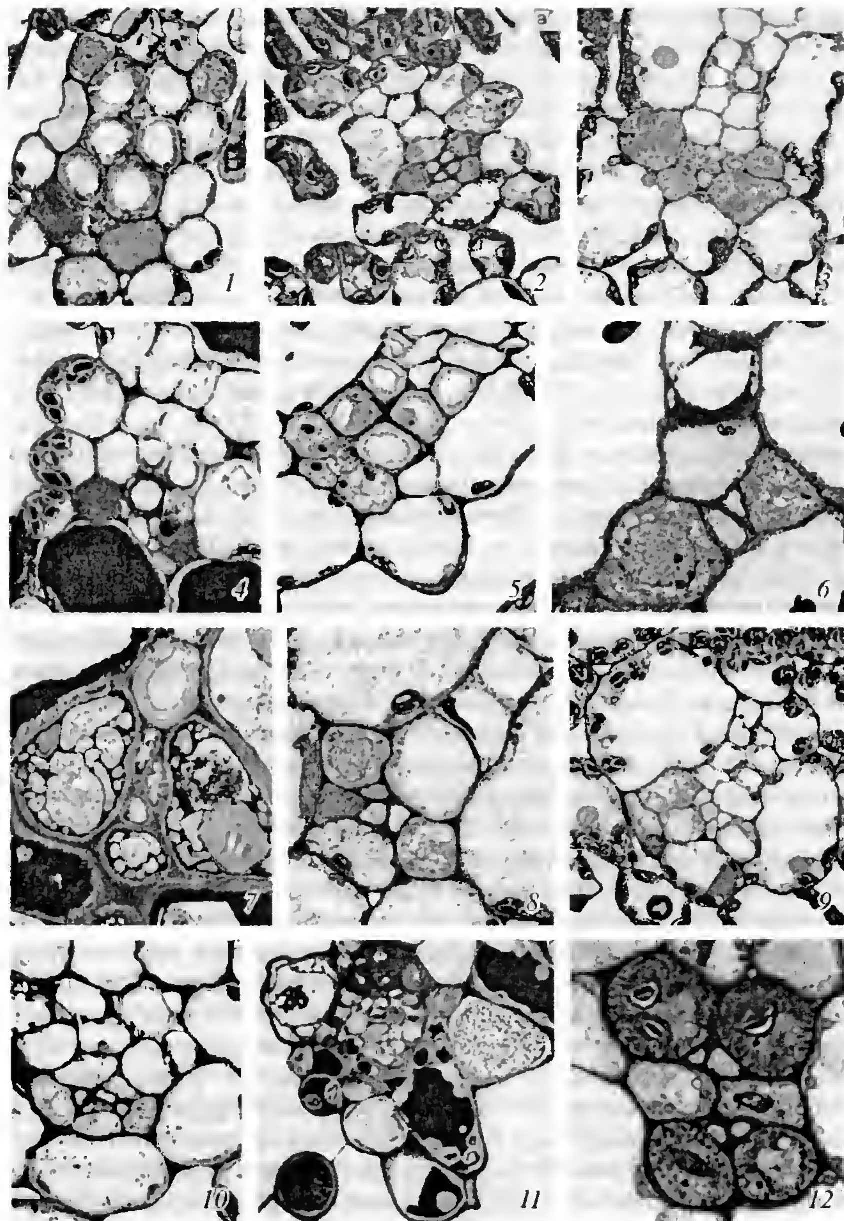


Рис. 6. Разнообразие структурных вариантов терминальной флоэмы, обнаруженное у изученных представителей сем. *Rubiaceae*.

1 — Adina racemosa, 2 — A. rubella, 3 — Chiococca alba, 4 — Cephalanthus occidentalis, 5 — Coffea arabica, 6 — Catesbaea spinosa, 7 — Guettarda uruguensis, 8 — Paederia scandens, 9 — Hamelia patens, 10 — Mitchella repens, 11 — Cinchona pubescens, 12 — Galium krylovianum.

строения. Диапазон разнообразия клеточного состава и ультраструктуры внутри этого подтипа ограничен узкими рамками, поэтому данный подтип легко поддается идентификации. Данный подтип обнаружен в ряде продвинутых семейств подкласса *Lamiidae*: *Acanthaceae*, *Apocynaceae*, *Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Rubiaceae*, *Scrophulariaceae*, *Verbenaceae* (Гамалей, 1974, 1984; Fisher, 1986; Turgeon et al., 1993; Баташев, Гамалей, 1996, 2005). Из числа перечисленных семейств разнообразие типов организации терминальной флоэмы наблюдается только в *Apocynaceae*, *Rubiaceae*, *Scrophulariaceae*, остальныс семейства монотипно симпластные. Причины разнообразия типов в семействах *Apocynaceae* и *Scrophulariaceae* уже анализировались (Баташев, Гамалей, 2005; Гамалей, 2007). Как и в этих семействах, в сем. *Rubiaceae* увеличение числа плазмодесменных связей между мезофиллом и фдоэмой сочетаетєя с сокращением числа комплексов КС/СЭ и исключением клеток флоэмной паренхимы, не принимающих непосредственного участия в загрузке флоэмы ассимилятами.

Примитивный симпластный подтип 1А отличается от продвинутого 1В не способом загрузки флоэмы, а количественно более слабым выражением признаков. В состав терминальной флоэмы обычно входит 2 типа КС — фланговые «intermediary cells» и центрально расположенные «ordinary cells». Такая организация терминальных пучков позволяет предполагать дополнительный апопластный загрузочный поток на фоне доминирования симпластного. Плазмодесменные поля в «intermediary cells» занимают менее 50 % клеточной поверхности. У видов с продвинутым подтипом и исключительно симпластной загрузкой этот показатель выше 50 %. Помимо *Rubiaceae*, подобная структура терминальной флоэмы наблюдалась у некоторых видов в сем. *Apocynaceae*, *Acanthaceae*, *Lamiaceae*, *Scrophulariaceae* (Гамалей, 1990; Баташев, Гамалей, 1996, 2005; Гамалей, 2007).

Симпластно-апопластный подтип (0-1А) характеризуется минимальным количеством небольших плазмодесменных полей в зоне контакта КС и обкладки пучка, но при этом клетки обкладки пучка соединены друг с другом обширными плазмодесменными связями. Подобная организация терминальной флоэмы обнаружена у исследованных представителей сем. *Hydrangeaceae* (Гамалей, 1990), а также у видов рода *Trachelospermum* из сем. *Apocynaceae*, отнесенных к наиболее примитивным по признакам терминальной флоэмы (Баташев, Гамалей, 2005). Этот подтип скорее всего является анцестральным и для симпластной линии сем. *Rubiaceae*. Вторичные утолщения клеточной стенки у клеток обкладки терминальных пучков, обнаруженные в данной работе у *Cinchona pubescens*, наблюдались ранее только у представителей Magnoliaceae: *Liriodendron tulipifera* (Goggin et al., 2001) и *Magnolia soulangeana* (Баташев, Гамалей, неопубликованные данные). Наличие такого типа организации терминальной флоэмы у эволюционно ранних таксонов позволяет снитать его примитивным. Поскольку в данном подтипе клетки обкладки нучка формируют обширные плазмодесменные связи не только с клетками мезофилла, но и с клетками-спутниками, а также друг с другом, вероятно предварительное перераспределение транспортных потоков в обкладке пучов перед их загрузкой во флоэму.

Апопластиая лииия эволюции. Эта филогенетическая ветвь в семействе иредставлена исключительно травянистыми видами умеренных широт, относящихся к одной трибе *Rubieae*. Кроме исследованных нами 5 родов (*Asperula, Cruciata, Galium*, *Rubia, Sherardia*) есть литературные данные по ним же и еще по 3 родам (*Callipeltis, Crucianella, Phuopsis*: Pate, Gunning, 1969). Терминальная флоэма представителей всех этих родов организована однотипно, без каких-либо вариаций. Вся триба включает 14 родов, ведущие из которых по числу видов изучены. Она ис-

следована достаточно полно. Ожидать нахождения в ней в будущем каких-то исключений нет оснований.

Происхождение древесных мареновых датируется эоценом или олигоценом, не позднее (Bremer, Eriksson, 1992, 2005). Триба *Rubieae* в полном составе, по данным Paleobotany Database (PBDB), — единственная в семействе группа, ведущая свою филогенетическую историю с миоцена (Bremer, Manen, 2000; Bremer, Eriksson, 2005). Все виды этой трибы — однолетние и многолетние травы, так же как представители еще 21 семейства двудольных, чья терминальная флоэма относится к апопластному типу (Pate, Gunning, 1969; Гамалей, 2004; Gamalei et al., 2007; Гамалей и др., 2008). Все они обладают наиболее продвинутым в апопластном направлении вариантом организации терминальной флоэмы. Считать исходным для него описанный выше симпластно-апопластный подтип, судя по нашим материалам и литературным данным (Bremer, Manen, 2000), нельзя.

Таким образом, сем. *Rubiaceae* может служить примером ярко выраженной дивергентной эволюции терминальной флоэмы. Столь четкая дивергенция до сих пор не наблюдалась ни в одном из изученных нами семейств двудольных. Исключение составляет, пожалуй, лишь не менее крупное и узловое сем. *Scrophulariaceae* (Гамалей, 2007). Но сем. *Scrophulariaceae* его монографами рассматривается как полифилетическое (Bentham, 1876; von Wittstein, 1891; Bellini, 1907; Olmstead et al., 2001). Все предлагаемые варианты его разделения на монофилетические семейства ведут к монотипности терминальной флоэмы в каждом из выделяемых семейств (Olmstead et al., 2001; Гамалей, 2007).

Объяснение разнообразия типов терминальной флоэмы внутри семейства его полифилетичностью, приемлемое для *Scrophulariaceae*, для *Rubiaceae* не подходит, это совсем другая история. Монофилетичность сем. *Rubiaceae* никогда не подвергалась сомнению (Takhtajan, 1997; Bremer et al., 1999; Bremer, Eriksson, 2005). Подавляющее большинство его филогенетических линий (около 600 родов, 10000 видов) связано с эволюцией симпластного синдрома, становление которого датируется эоценовым периодом «теплой биосферы» (Zachos et al., 2001; Ахметьев, 2004). Этот период ознаменован экспансией тропических дождевых и муссонных лесов, занимавших более половины поверхности континентов (Morley, 2007). Маленькая группа однолетних и многолетних трав, возникших как последняя филогенетическая ветвь семейства (14 родов, около 120 видов), появилась в миоцене, когда похолодание и аридизация климата на планете (Zachos et al., 2001) привела к появлению травяных биомов и вытеснению ими лесных (Гамалей, 2008; Шереметьев, Гамалей, 2008).

Родственные связи трибы *Rubieae* не очень ясны. Поиск в этом направлении продолжается. Наиболее близкими к ней считаются трибы *Theligoneae* и *Argostemmateae*, представители которых относятся тоже к травам (Bremer, Manen, 2000). К сожалению, ни мы, ни другие авторы не имели возможности их исследовать на предмет структуры терминальной флоэмы. Подсем. *Rubioideae*, к которому относятся эти трибы, выделено сравнительно недавно (Bremekamp, 1952; Verdcourt, 1958). Прежде таксоны этого подсемейства были раесеяны в подсемействах *Coffeoideae* и *Cinchonoideae*. Новая волна переделов подсемейств, и особенно триб семейства, связана с расширением объема молекулярной информации, полученной путем сиквенирования хлоропластной ДНК (Bremer, Manen, 2000; Thulin, Bremer, 2004; Lentz, Bremer, 2005, и др.). Эта информация безусловно очень интересна, но по-прежнему спорна, поскольку нет четкого объяснения, почему на основании анализа нуклеотидных последовательностей хлоропластной ДНК можно строить молекулярную систематику и филогению растений. Параллельный полный сиквенс

хлоропластов и свободно живущих цианобактерий показал, что эндосимбиотическая теория абсолютно верна: хлоропласты растений — несвободно живущие цианобактерии, которые могут иметь собственную систематику, не обязательно сходную с систематикой растений. Если сходство между ними и обнаружится, то оно тоже потребует объяснения, а для этого и дополнительных исследований.

Большинство монографов убеждены, что составленная травами триба *Rubieae* по времени появления является последней, самой молодой ветвью семейства (Andersson, Rova, 1999; Bremer et al., 1999; Bremer, Manen, 2000; Bremer, Eriksson, 1992, 2005). Данные о филогенетическом возрасте этой ветви, составленной из апопластных видов (миоцен), так же как и о возрасте большой группы линий симпластных видов этого семейства (эоцен, олигоцен), находятся в полном соответствии с ранее полученными нами материалами для представителей аналогичных групп и жизненных форм растений из других семейств двудольных (Gamalei et al., 2007; Гамалей и др., 2008).

Заключение

В сем. *Rubiaceae* найдено два направления эволюции терминальной флоэмы.

1) Становление древесных таксонов в эоцене и олигоцене ассоциируется с эволюцией симпластного синдрома. Представители этого направления доминируют во всех 4 подсемействах *Rubiaceae*: *Cinchonoideae*, *Guettardoideae*, *Ixoroideae*, *Rubioideae*.

2) Возникновение небольшой группы травянистых таксонов в миоцене связано с эволюцией апопластного синдрома. Эта группа слагает трибу *Rubieae*, в которой все виды имеют однотипную, не свойственную другим филам семейства, апопластную организацию терминальной флоэмы.

Удачно ли название семейства по имени последней и не типичной для него филогенетической ветви, очень мелкой сравнительно с объемом всего семейства (не более 1% по числу видов)? Филогенетические деревья обычно называют по имени корневых таксонов или ведущих фил. Происхождение названия *Rubiaceae* исторически легко объяснимо. Семейство названо по одному из древнейших культивируемых человеком растений *Rubia tinctorum* (марена красильная), из корневищ которого древние египтяне готовили красную краску. Положение этого вида в филогенетической системе семейства едва ли учитывалось. Переименование теперь уже едва ли имеет смысл, за долгую историю название прочно приросло к семейству, хотя иногда в литературе можно встретить в качестве ботанического синонима Мареновых Кофейные (Bremer et al., 1999). С позиции полученных нами материалов последнее название представляется более удачным и обоснованным.

Благодарности

Авторы выражают благодарность сотрудникам отдела Ботанический сад Ю. С. Смирнову и Н. Н. Арнаутову, систематикам Р. В. Камелину и Н. Н. Цвелёву, оказывавшим консультативную помощь при сборе и определении видов семейства, сотрудникам Лаборатории экологической физиологии С. Н. Шереметьеву и О. В. Войцеховской, принявшим участие в обсуждении результатов работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Ахметьев М. А. Климат земного шара в палеоцене и эоцене по данным палеоботаники // Климат в эпохи крупных биосферных перестроек. Ред. М. А. Семихатов, Н. М.Чумаков. М., 2004. С. 10—43.

Баташев Д. Р., Гамалей Ю. В. Динамика клеточных структур, связанных с оттоком и запасанием ассимилятов в листьях *Acanthus* и *Phlomis*, в норме и в условиях блокады флоэмного транспорта // Физиол. раст. 1996. Т. 43. № 3. С. 344—351.

Баташев Д. Р., Гамалей Ю. В. Особенности терминальной флоэмы листа у представителей семейства *Gentianaceae* // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 9. С. 1—8.

Баташев Д. Р., Гамалей Ю. В. Организация терминальной флоэмы в семействе Apocynaceae // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1368—1377.

Гамалей Ю. В. Симпластические связи в мелких жилках листа *Fraxinus* (к вопросу о транспорте сахаров в листе) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 7. С. 980—987.

Гамалей Ю. В. Структура мелких жилок листа и транспортные формы сахаров // Докл. АН СССР. 1984. Т. 277. С. 1513—1516.

Гамалей Ю. В. Флоэма листа. Л., 1990. 144 с.

Гамалей Ю. В. Транспортная система двудольных растений. СПб., 2004. 422 с.

Гамалей Ю. В. Эволюция углеводного и азотного питания в семействе *Scrophulariaceae* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 12. С. 1793—1808.

Гамалей Ю. В. Травы холодных и жарких равнин // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 8. С. 1161—1187.

Гамалей Ю. В., Пахомова М. В., Шереметьев С. Н. Двудольные мела, палеогена и неогена. Адаптогенез терминальной флоэмы // Журн. общей биол. 2008. Т. 69. № 2. С. 220—237.

Шереметьев С. Н., Гамалей Ю. В. Тренды экологической эволюции трав // Журн. общ. биол. 2008. Т. 69. № 10.

Andersson L., Rova J. H. E. The *rps*16 intron and the phylogeny of the *Rubioideae* (*Rubiaceae*) // Plant. Syst. Evol. 1999. Vol. 214. P. 161—186.

Andreasen, Bremer B. Combined phylogenetic analysis in the *Rubiaceae* — *Ixoroideae* // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. P. 1731—1748.

Bremecamp C. E. B. Rubiacèes nouvelles pour le Congo Belge // Bull. Jard. Bot. État. 1952. Vol. 22. P. 97—104.

Bellini R. Criteri per una nuova clessificatione delle Personatae (*Scrophulariaceae* et *Rhinanthaceae*) // Ann. Bot. (Roma). 1907. Vol. 6. P. 131—145.

Bentham G. Scrophulariaceae // Genera plantarum. G. Bentham, J. D. Hooker, eds. 1876. Vol. 2. P. 913—980.

Bremer B., Eriksson T. Evolution of fruit characters and dispersal modes in the tropical family *Rubiaceae* // Biol. J. Linn. Soc. 1992. Vol. 47. P. 79—95.

Bremer B., Eriksson T. Dating the *Rubiaceae* phylogeny // Abstr. XVII Intern. Bot. Congr., Vienna. 2005. P. 152.

Bremer B., Manen J. F. Phylogeny and classification of the subfamily *Rubioideae* (*Rubiaceae*) // Plant System. Evol. 2000. Vol. 17. P. 1131—1145.

Bremer B., Jansen R. K., Oxelman B., Backlund M., Lantz H., Kim K.-J. More characters or more taxa for a robust phylogeny in a case study from the coffee family (*Rubiaceae*) // System. Biol. 1999. Vol. 48. P. 413—435.

Fisher D. G. Ultrastructure, plasmodesmatal frequency, and solute concentration in green areas of variegated *Coleus blumei* Benth. leaves // Planta. 1986. Vol. 169. P. 141—152.

Gamalei Yu. V., Pakhomova M. V., Sheremet'ev S. N. Ecological evolution of the phloem of Dicotyledonous plants // Dokl. Biol. Sci. 2007. Vol. 416. P. 364—367.

Goggin F. L., Medville R., Turgeon R. Phloem loading in the tulip tree. Mechanism and evolutionary implications // Plant Physiol. 2001. Vol. 124. P. 891—899.

Lantz H., Bremer B. Phylogeny of the complex *Vanguerieae* (*Rubiaceae*) genera *Fadogia*, *Rytigynia* and *Vangueria* with close relatives and a new circumscription of *Vangueria* // Plant System. Evol. 2005. Vol. 253. P. 159—183.

Morley R. J. Cretaceous and Tertiary climate change and the past distribution of megathermal rainforests // M. B. Bush, J. R. Flenley. Tropical rainforest responses to climatic change. 2007. Berlin; Heidelberg; New York. P. 1—31.

Olmstead R. G., de Pamphilis C. W., Wolfe A. D. et al. Disitegration of the *Scrophulariaceae* // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. № 2. P. 348—361.

Pate J. S., Gunning B. E. S. Vascular transfer cells in Angiosperm leaves. A taxonomic and morphological survay // Protoplasma. 1969. Vol. 68. P. 135—156.

Persoon C. Phylogeny of *Gardenieae* (*Rubiaceae*) based on chloroplast DNA seguences from the rps16 intron and trnL (UAA)-F(GAA) // Nordic. J. Bot. 2000. Vol. 20. P. 257—269.

Piesschaert F., Huysmans S., Jaimes I., Robbrecht E., Stems E. Morphological evidence for an extended tribe — *Coccocypseleae* (*Rubiaceae-Rubioideae*) // Plant Biol. 2000. Vol. 2. P. 536—546.

Schulz A. Phloem. Structure related to function // Prog. Bot. 1997. Vol. 59. P. 429—475.

Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997.

Thulin M., Bremer B. Studies in the tribe Spermacoceae (*Rubiaceae-Rubioideae*): the circumscriptions of *Amphiasma* and *Pentanopsis* and the affinities of *Phylohydrax* // Plant System. Evol. 2004. Vol. 247. P. 233—239.

Turgeon R., Beebe D. U., Gowan E. The intermediary cell: minor vein anatomy and raffinose oligosaccharide synthesis in the Scrophulariaceae // Planta. 1993. Vol. 191. P. 446—456.

Verdcourt B. Remarks on the classification of the Rubiaceae // Bull. Jard. Bot. Ėtat. 1958. Vol. 28. P. 209—281.

von Wettstein R. Scrophulariaceae // Die Natürlichen Phlansenfamilien. A. Engler, K. Prantl (eds). Leipzig, 1891. Bd 4. S. 39—107.

Zachos J., Pagani M., Sloan L. et al. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 ma to present // Science. 2001. Vol. 292. N 5517. P. 686—693.

SUMMARY

The structure of terminal phloem in 24 genera of *Rubiaceae* was studied by the methods of TEM. The studied species were subdivided by their structural characters into two groups, which correspond to the lines of symplastic and apoplastic evolution of the terminal phloem. The symplastic line is presented by 19 genera of tropical and subtropical trees and shrubs from *Cinchonoideae*, *Guettardoideae*, *Ixoroideae* and *Rubioideae* subfamilies of Eocene and Oligocene origin. The apoplastic line includes 5 generas of annual and perennial herbs from *Rubieae* tribe appeared in Miocene. The tendencies of symplastic connection development are usual for woody species of *Rubiaceae* family. It is typical even for species with partial reduction of woody forms. Herbaceous species of the family have the structure of the terminal phloem advanced toward the apoplastic line. The comparison of the range of structural types in *Rubiaceae* with that in families studied before allows to propose the existence of two phylogenetic lines with different ages within *Rubiaceae*. The tribe *Rubieae* is the last and the youngest branch of evolution in the direction not typical of *Rubiaceae* family in whole.

УДК 581.526.45

© В. И. Василевич, Т. В. Бибикова

ОСТЕПНЕННЫЕ ЛУГА БАССЕЙНА РЕКИ ВЯТКИ И ЮГА НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ

I. V. VASILEVICH, T. V. BIBIKOVA. STEPPE MEADOWS IN THE VYATKA RIVER BASIN AND THE SOUTHERN NIZHNIY NOVGOROD REGION

197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
E-mail: vlvasil@VV14893.spb.edu
Поступила 28.04.2008

Растения, которые формируют сообщества остепненных лугов в Восточной Европе, разделены на несколько групп в зависимости от того, где находится их фитоценотический оптимум. Остепненные луга характеризуются сочетанием видов настоящих лугов, остепненных лугов и луговых степей. Виды настоящих степей играют в них незначительную роль. В бассейне р. Вятки остепненные луга представлены асс. Fragario viridis—Trifolietum montani на склонах речных долин и асс. Fragario viridis—Agrostietum vinealis из поймы Вятки. В южной части Нижегородской обл. описаны ассоциации Pimpinello saxifragae—Fragarietum viridis и Festuco valesiacae—Bromopsidetum ripariae. Все эти ассоциации относятся к союзу Trifolion montani. Ассоциации остепненных лугов в Восточной Европе довольно сходны по флористическому составу, для всех характерна большая группа видов. Существенно отличаются лишь пойменные и суходольные остепненные луга.

Ключевые слова: остепненные луга, луговые степи, настоящие луга, флора остепненных лугов, растительность Кировской обл., растительность Нижегородской обл.

Остепненные луга были охарактеризованы Е. М. Лавренко (1940, 1980) как сообщества, в которых преобладает мезофильное или ксеромезофильное разнотравье с примесью ксерофилов, а среди злаков господствуют корневищные виды. На этих лугах обильны *Trifolium montanum*,[1] *Filipendula vulgaris*, *Viola rupestris*, *Salvia pratensis*, *Pulsatilla patens*, постоянны *Galium verum*, *Carex caryophyllea*, *Agrostis vinealis*, *Koeleria delavignei*, единично ковыли (*Stipa pennata*, *S. stenophylla*). Луговые степи, по Лавренко, отличаются господством плотнодерновинных эвксерофильных (*Festuca valesiaca*, *Koeleria cristata*, иногда *Stipa capillata*) и мезоксерофильных (*Stipa pennata*, *S. tirsa*, *Helictotrichon desertorum*, *Carex humilis*). Многие виды разнотравья остепненных лугов нередки и в луговых степях. А. П. Шенников (1938) отнес к классу формаций остепненных лугов сообщества с доминированием *Bromopsis riparia*, *Koeleria delavignei*, *Agrostis vinealis*, *Phleum phleoides*, но все более или менее полные данные о флористическом составе остепненных лугов в литературе отсутствуют. Решение, считать ли конкретный вид луговым или степным, во многом зависит от того, с чем имел дело автор работы, на каком краю фитоценотической амплитуды наблюдался этот вид. Редко флористический состав сообществ рассматривается в широком географическом аспекте. Флору остепненных лугов Северо-Запада России анализировал А. А. Ниценко (1962), а флору луговых степей — Л. М. Носова (1973).

[1] Латинские названия сосудистых растений даны по сводке С. К. Черепанова (1995).

Остепненные луга во флористической классификации отнесены к пор. Galietalia veri и союзу Trifolion montani Naumova 1986. Для этого союза (и порядка) были приведены такие характерные виды: *Trifolium montanum*, *Calamagrostis epigeios*, *Festuca pratensis*, *Inula salicina*, *Rosa majalis*, *Dianthus pratensis*, *Agrostis vinealis*, *Potentilla argentea* (Наумова, 1986). Эти виды плохо отражают специфику флоры остепненных лугов. Из них только *Inula salicina*, *Agrostis vinealis*, *Potentilla argentea* имеют на них фитоценотический оптимум. Позднее состав диагностических видов был значительно изменен и стал гораздо лучше отражать специфику остепненных лугов. Сейчас он включает следующие диагностические виды: *Asparagus officinalis*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Koeleria delavignei*, *Medicago falcata*, *Phlomis tuberosa*, *Poa angustifolia*, *Potentilla argentea*, *Rumex thyrsiflorus*, *Tanacetum vulgare*, *Thalictrum minus*, *Trifolium montanum* (Миркин, Наумова, 1998). У западноевропейских геоботаников остепненные луга не выделены в один синтаксон. К остепненным лугам нужно относить часть класса Festuco—Brometea (союзы Mesobromion и Cirsio—Brachypodion), некоторые ассоциации класса Trifolio—Geranietea и часть ассоциаций из классов Koelerio—Corynephoretea и Sedo—Scleranthetea.

При выявлении того, какие виды характеризуют остепнение лугов, дело обстоит не просто. Большинство видов настоящих лугов постоянны и обильны не только на остепненных лугах, но и в луговых степях. Анализ литературы по луговым степям выявил, что там из широко представленных на настоящих лугах видов не встречаются только *Rumex acetosa* и *Stellaria graminea*. В то же время некоторые виды луговых степей заходят не только на остепненные луга, но идут и гораздо далее, на настоящие луга.

Были просмотрены литературные данные по остепненным лугам и луговым степям Восточной и Центральной Европы — всего около 150 работ. В результате была собрана информация о 144 видах, которые характеризуют остепненные луга, боровые пустоши и сухотравные боры. По видовому составу боровые пустоши сильно отличаются от остепненных лугов, так как приурочены к бедным и легким по механическому составу почвам. Сухотравные боры содержат значительное число видов, южных по своему ареалу, но их отношение к степям тщательно не анализировалось. Виды, которые, несомненно, имеют оптимум в степях, такие как *Festuca valesiaca*, *Bromopsis riparia*, не были охвачены данным анализом. В этой работе рассматриваются только те виды, которые встречаются на остепненных лугах Северо-Запада, бассейна р. Вятки, юга Нижегородской обл. В результате этой работы были выделены следующие группы видов.

Южнолуговые виды, оптимум которых находится на настоящих лугах подзоны южной тайги: *Alchemilla hirsuticaulis*, *Inula britannica*, *Carex contigua*, *Campanula glomerata*, *C. persicifolia*, *Adenophora liliifolia*. Их присутствие в луговых сообществах не свидетельствует о каком-либо остепнении, а только о положении в южной части лесной зоны.

Виды южных и остепненных лугов. Южнолуговые виды, центр которых на остепненных лугах: *Carlina vulgaris*, *Daucus carota*, *Leontodon hispidus*, *Inula salicina*, *Betonica officinalis*, *Serratula coronata*, *Scorzonera humilis*, *Picris hieracioides*, *Linum catharticum*, *Pimpinella saxifraga*, *Origanum vulgare*. Некоторые из этих видов заходят в луговые степи — *Verbascun phoeniceum*, *Veronica teucrium*, *Senecio jacobea*.

Виды остепненных лугов. Сюда отнесены виды, которые имеют сравнительно узкую фитоценотическую амплитуду и встречаются лишь изредка в сообществах настоящих лугов и луговых степей. Именно эти виды определяют специфику сооб-

ществ остепненных лугов. Большинство из них имеют все же довольно низкую встречаемость на остепненных лугах и малопригодны каждый по отдельности в качестве характерных видов синтаксонов остепненных лугов. В эту группу вошли *Viola hirta*, *Seseli libanotis*, *Tragopogon pratensis*, *Galatella rossica*, *Serratula tinctoria*, *Koeleria delavignei*, *Brachypodium pinnatum*, *Trifolium lupinaster*, *Astragalus falcatus*, *Lathyrus tuberosus*, *Asparagus officinalis*, *Gentiana cruciata*, *Silene nutans*, *Agrimonia eupatoria*, *Sanguisorba minor*.

Виды остепненных лугов и луговых степей. Фитоценотический оптимум этих видов включает остепненные луга и луговые степи. К этой группе принадлежат виды, которые составляют основу травостоя остепненных лугов: *Helictotrichon pubescens*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Agrostis vinealis*. Кроме этих видов, сюда включены виды, заходящие в настоящие луга и даже бывающие там доминантами, но без спутников из флоры луговых степей и остепненных лугов (*Poa angustifolia*, *Trifolium montanum*, *Carex praecox*, *Galium verum*). Такие сообщества не следует считать остепненными лугами. К этой же группе относятся *Ranunculus polyanthemos*, *Centaurea scabiosa*, *Inula hirta*, *Carex caryophyllea*, *Potentilla arenaria*, *P. argentea*, *Genista tinctoria*, *Euphorbia cyparissias*, *Lithospermum officinale*, *Silene wolgensis*, *Anemone sylvestris*.

Степные виды, захвдящие на остепненные луга: *Campanula sibirica*, *Ajuga genevensis*, *Salvia stepposa*, *S. pratensis*, *S. verticillata*, *Verbascum lychnitis*, *Hieracium echioides*, *H. virosum*, *Acinos arvensis*, *Koeleria cristata*, *Bromopsis riparia*, *Phleum phleoides*, *Tragopogon orientalis*, *Oxytropis pilosa*, *Medicago falcata*, *Vicia tenuifolia*, *Phlomis tuberosa*, *Erophila verna*. Фитоценотический оптимум этих видов, в луговых степях.

В южной части бассейна р. Вятки нередко встречаются луговые сообщества, в которых значительную роль играют виды остепненных лугов и луговых степей. Такие луга занимают вершнны грив в центральной пойме, а также встречаются на склонах речных долин и на прилегающих к ним участках водоразделов.

Пойменные и материковые остепненные луга различаются очень сильно. Ряд видов остепненных лугов отсутствует в поймах из-за наличия более или менее продолжительного паводка и отложения наилка. В то же время есть виды, которые предпочитают поймы, по которым они продвигаются далеко на север. Пойменные и материковые остепненные луга необходимо рассматривать как разные синтаксоны.

Для обеих ассоциаций, выделенных нами в бассейне Вятки, характерны высокое обилие и постоянство *Fragaria viridis* и *Trifolium montanum*, а также относительно высокое постоянство *Potentilla argentea*, *Ranunculus polyanthemos*, *Inula salicina*, *Hypericum perforatum*. Принадлежность их к остепненным лугам несомненна.

Fragario viridis—Trifolietum montani ass. nov.

Эта ассоциация объединяет все сообщества материковых остепненных лугов бассейна р. Вятки. В табл. 1 приведены три группы сообществ, включенных в эту ассоциацию. Они были сформированы по географическому принципу. Каждую группу сообществ можно рассматривать как вариант ассоциации. Ассоциацию в целом характеризуют высокое постоянство и обилие *Poa angustifolia*, *Origanum vulgare*, *Centaurea scabiosa*, *Agrimonia eupatoria*, *Knautia arvensis*. Все эти виды, за исключением *Knautia arvensis*, — виды остепненных лугов и луговых степей.

Варианты ассоциации различаются между собой весьма значительно. Наибольшее число дифференциальных видов — у варианта из долины р. Немды. Это са-

ТАБЛИЦА 1

Фитоценотическая таблица остепненных лугов бассейна Вятки

Ассоциации	Fragario viridis—Trifolietum montani						Fragario viridis—Agrostietum vinealis			
Районы	р. Немда		р. Уржумка		низовья Вятки					
Число описаний	15		15		15		6		10	
Fragaria viridis	18	100	26	100	13	67	25	100	8	50
Trifolium montanum	10	53	3	47	1	73	4	67	3	50
Potentilla argentea		53		47	3	93		67	2	80
Inula salicina	6	53		13		33	2	67		10
Hypericum perforatum		60	2	33		47		33		
Ranunculus polyanthemos		80		60		13		67	3	80
Pimpinella saxifraga	2	100	6	87	10	100	1	100		20
Achillea millefolium	3	94	1	73	5	93	3	83	5	90
Leucanthemum vulgare	1	60	1	87		67	2	67	4	60
Agrostis tenuis		20	2	27	1	47	1	33	6	20
Galium boreale	1	53	1	40		7	4	83	3	60
G. mollugo	5	94	3	93		7		67	1	60
Trifolium pratensis	2	53	2	53	1	53		17	5	60
Vicia cracca		67	1	60		40		50	1	60
Stellaria graminea		55		40		47		83		70
Plantago media		40		67	2	80		33	1	60
Phleum pratense	2	50		40		13		50		20
Festuca pratensis	3	53	4	67		27	2	83	2	40
Poa angustifolia	3	86	3	73	8	73		17		
Origanum vulgare	3	80		40	1	20				
Centaurea scabiosa	2	80	5	100	1	67				
Agrimonia eupatoria	1	80	4	100	2	73				
Knautia arvensis		13	1	60		67				
Berteroa incana		13		20	1	47				
Dactylis glomerata	2	33	3	47		7				
Gentiana cruciata	1	33		33		7				
Viola hirta		27		7		7				
V. rupestris		13		7		7				
Dracocephalum thymiflorum		7		7		7				
Calamagrostis epigeios	1	53	9	53	4	60		33		10
Rhinanthus serotinus		27		13	1	40				
Medicago lupulina		27	2	20		13				
Prunella vulgaris		27		33		20				
Pastinaca sylvestris		20		27		20				
Leontodon autumnalis		7		13		20				
Silene tatarica		7		33		7				
Vincetoxicum hirundinaria	2	67				7		17		10
Veronica spicata	3	60				27		17		
Oxytropis pilosa		27								
Carex rhizina	1	50		7						
Lathyrus pisiformis		27								
Carlina vulgaris		33				13				
Poa compressa		33								
Campanula sibirica		33								
Silene nutans		20								

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Ассоциации	Fragario viridis—Trifolietum montani						Fragario viridis—Agrostietum vinealis			
Районы	р. Немда		р. Уржумка		низовья Вятки					
Число описаний	15		15		15		6		10	
Cystopteris fragilis		7								
Schivereckia podolica	1	7								
Gymnadenia conopsea		7								
Carex contigua		40		20		13				
Melandrium album		33		7						
Verbascum phoeniceum		33		7						
Convallaria majalis	1	27								10
Lathyrus vernus		13								
Geranium sanguineum				7						
Verbascum lychnitis				7						
Pteridium aquilinum	8	40		20						
Artemisia vulgaris		60		13				17		
Veronica teucrium	2	40	4	73						
Geranium pratense		50	1	40						
Plantago lanceolata		27		60		7		17		10
Trifolium medium		20	2	53		13				
Convolvulus arvensis		6		40		13				
Cichorium intybus			3	73		53				10
Artemisia absinthium				53		33		17		
Medicago falcata			5	47	5	67				
Inula britannica				47	1	53			1	20
Picris hieracioides			1	40	3	53				
Galium verum					2	73			4	20
Artemisia campestris					2	53				
A. austriaca					3	40				
Hieracium echioides						40				
Euphorbia virgata						20				
Euphrasia pectinata				7		33				
Veronica verna						13				
Hieracium pilosella					3	13				
Arabis sagittata						7				
Arenaria serpyllifolia						7				
Lotus corniculatus						7				
Nonea rossica						7				
Genista tinctoria						7				
Koeleria cristata						13				
Stipa pennata						7				
Trifolium arvense		7			3	80				
Linaria vulgaris				27	1	73		33		
Valeriana officinalis			1	20						
Geum aleppicum				20		7				
Lithospermum officinalis				13		7				
Carduus crispus				13						
Anthemis tinctoria				13		7				
Alchemilla monticola				13						
Carex pallescens				13						

Ассоциации	Fragario viridis—Trifolietum montani						Fragario viridis—Agrostietum vinealis			
Районы	р. Немда		р. Уржумка		низовья Вятки					
Число описаний	15		15		15		6		10	
Deschampsia cespitosa				27						
Carex praecox	1	13	1	33		20	1	50	2	80
Agrostis vinealis						7	3	67	25	100
Silene dichotoma								50		10
Allium angulosum								83	1	40
Dianthus superbus								33		40
Dianthus pratensis						20	1	50	2	20
Sanguisorba officinalis								50	2	10
Potentilla goldbachii		13						17	1	50
Thalictrum minus								33	1	40
Alchemilla hirsuticaulis							1	17	2	10
Rumex thyrsiflorus						27		67	4	100
Hieracium umbellatum		7		13	1	47		83		30
Polygala vulgaris		7		33				50	1	40
Equisetum arvense		7		7				33	1	40
Rumex acetosa		13		13				33	1	20
Thalictrum simplex		27						33		30
Poa pratensis		20		13			2	33	2	50
Erigeron canadensis								17		20
Lysimachia nummularia								17		10
Veronica longifolia								17		20
Filipendula vulgaris					2	7	10	50		
Brachypodium pinnatum		20				7	8	33		
Euphorbia borodinii						7		33		
Galatella rossica								33		
Hierochoe odorata							3	17		
Betonica officinalis							1	17		
Asparagus officinalis								17		
Melampyrum cristatum								17		
Potentilla thyrsiflora								17		
Cytisus ruthenicus								17		
Artemisia scoparia								33		
Festuca valesiaca									1	20
Rumex confertus									2	40
Ranunculus auricomus										40
Festuca rubra		13		27			1	17	2	60
Bromopsis inermis				7		7				20
Alopecurus pratensis		7		13				17	2	50
Trifolium repens	1	20							2	50
Cnidium dubium										20
Ranunculus repens										20
Taraxacum officinale	1	50		33		20				50
Veronica chamaedrys		50	1	40		27		17		
Lathyrus pratensis	1	40	1	40				17		40
Solidago virgaurea		40		13		20		50		
Ranunculus acris		27		13		13		33	1	40

Ассоциации	Fragario viridis—Trifolietum montani						Fragario viridis—Agrostietum vinealis			
Районы	р. Немда		р. Уржумка		низовья Вятки					
Число описаний	15		15		15		6		10	
Campanula patula		27		7		20		17		
Elytrigia repens		27		13		20		17		
Senecio jacobea		13		47		47		33		
Viscaria vulgaris		20		13		13		17		
Viola canina		20		13		7		50		10
Sedum acre		13			1	33		33		10
Erigeron acris		6				27		33		10
Antennaria dioica		13				7				
Rumex acetosella						47		33		20
Glechoma hederacea		13		13				17		30
Rhinanthus vernalis		20					3	17		10
Polygala comosa		33		7		7				10
Dianthus deltoides		20						33		10
Anthriscus sylvestris		20		7						
Campanula persicifolia		20		7						
Heracleum sibiricum		20				17				
Myosotis arvensis		20								
Polygonatum odoratum		20						17		
Ptarmica vulgaris		20		7						
Cerastium holosteoides		13		20						
Dracocephalum ruyschiana		13						17		
Erysimum cheiranthoides		13				7				
Leontodon hispidus		13		7						
Plantago major		14								
Campanula glomerata		7					1	17		
Centaurea jacea		7		13				17		
Melilotus albus		7		20						
Tanacetum vulgare		7						33		10
Achyrophorus maculatus			1	13			1	17		20
Cirsium setosum				20		7		17		
Potentilla anserina				27						10
Luzula multiflora				13				17		10
Trifolium repens				13				17		
Carum carvi				13						10
Oberna behen				7		13		17		
Мхи										
Abietinella abietina	1	7			4	33				
Thuidium delicatulum				13					3	10
Thuidium philibertii							1	17		
Tortula ruralis					2	20				
Brachythecium albicans								17	2	20

Примечание. Левые числа в поле таблицы — среднее проективное покрытие в %, правые — постоянство в %.

мый северный вариант, но его сообщества находятся на склонах глубокой котловины, сложенной известняками, что и определяет специфику флористического состава этих лугов. Из настоящих степных видов там встречаются *Oxytropis pilosa*, *Campanula sibirica*. С обнажений известняков заходит на остепненные луга *Schiverеckia podolica*. Остальные виды этой группы — виды остепненных лугов и кальцефиты. Группы дифференциальных видов, которые используются во флористической классификации, часто включают виды, довольно разные по экологии. Они далеко не всегда что-то дифференцируют, а в большей мере отражают какие-то локальные особенности или просто выборочное случайное варьирование флористического состава сообществ.

Вариант со склонов коренного берега р. Уржумки, которая расположена ниже по течению Вятки по сравнению с р. Немдой, почти полностью лишен специфичных видов. Его можно было бы рассматривать как типичный вариант, но явное злоупотребление понятием типичного во флористической классификации заставляет от этого воздержаться. Здесь встречаются только два вида, которых нет в других местах на остепненных лугах бассейна Вятки. Первый из них — *Verbascum lychnitis* — степной вид, который не находили в Кировской обл. после Н. А. Буша. Второй вид — *Geranium sanguineum* — один из характерных видов класса Trifolio—Geranietea. Этот класс объединяет сообщества лесных опушек Европы, и часть его синтаксонов можно относить к остепненным лугам.

Третий вариант включает сообщества с нижнего течения Вятки до впадения ее в Каму в пределах Малмыжского, Вятско-Полянского районов Кировской обл. и Мамадышского р-на Татарстана. Только в этом варианте обильны и постоянны *Galium verum*, *Artemisia campestris*, *A. austriaca*, *Trifolium arvense* (вид боровых пустошей). Появляются такие степные виды, как *Hieracium echioides*, *Koeleria cristata*, *Genista tinctoria*, *Stipa pennata*. Это отражает более южное положение лугов данного варианта; к югу от Камы уже начинаются зональные луговые степи.

Fragario viridis—Agrostietum vinealis ass. nov.

В эту ассоциацию включены остепненные луга в пойме Вятки. Отличают их от суходольных остепненных лугов высокое обилие и постоянство *Carex praecox* и *Agrostis vinealis*, которые можно считать дифференциальными видами ассоциации. Кроме них дифференциальными видами является ряд луговых мезофитов, отражающих высокое содержание влаги в почве в начале лета (*Allium angulosum*, *Dianthus superbus*, *Sanguisorba officinalis*).

Внутри этой ассоциации можно выделить два варианта. Первый характеризуется высоким обилием и постоянством *Filipendula vulgaris* и *Brachypodium pinnatum*. Присутствует ряд видов с южными ареалами, свойственных остепненным лугам и луговым степям (*Galatella rossica*, *Betonica officinalis*, *Asparagus officinalis*).

Второй вариант отличается доминированием *Agrostis vinealis*. Этот вариант идет по пойме Вятки дальше первого вверх по течению Вятки. Бóльшая часть описаний была сделана в Уржумском р-не в окрестностях пос. Шурма. Этот вариант также отличают в основном луговые мезофиты (*Festuca rubra*, *Alopecurus pratensis*, *Trifolium repens*). Различия в видовом составе луговых видов для двух вариантов не свидетельствуют о каких-то экологических различиях.

Луга, в которых доминантами выступают *Carex praecox* и *Poa angustifolia*, идут далеко вверх по течению Вятки, но они не содержат никаких видов остепненных

лугов и луговых степей. Их следует считать настоящими лугами, на основании чего они в этой статье не рассматриваются.

Информация об остепненных лугах бассейна Вятки очень скудная. И. А. Шабалина (1966) нашла участок луга с доминированием *Festuca valesiaca* в 6 км на северо-восток от г. Кирова. В этом сообществе встречались *Silene tatarica* и *Koeleria delavignei*. С. И. Зарубин (1970) привел для поймы р. Чепцы несколько ассоциаций с высоким обилием *Poa angustifolia* и *Fragaria viridis*. М. В. Марков (1956) приводит для низовий Вятки наиболее характерную ассоциацию лугов высокого уровня Agrostidetum (syreistschikowii)—Poetum caricosum praecocis. Ниже по рельефу располагается асс. Alopecureto—Poetum caricosum praecocis. В асс. Alopecuretum poosum против с. Мари-Малмыж присутствуют *Bromopsis inermis* и *Trifolium montanum*. При движении вверх по р. Вятке из состава Magnoherbetum alopecurosum в первую очередь выпадают такие виды, как *Serratula coronata*, несколько выше Мамадыша поднимаются *Asparagus officinalis* и *Vincetoxicum officinale*. *Adenophora liliifolia* достигает Сосновки. В. В. Ерохин (2003) в низовьях Вятки нашел остепненные луга с *Poa angustifolia*, *Festuca valesiaca*, *Fragaria viridis*, *Centaurea scabiosa*, *Potentilla argentea*.

Остепненные луга были описаны лишь в отдельных районах Восточной Европы. Полная картина фитоценотического разнообразия и географической изменчивости до сих пор отсутствует. В связи с этим мы сочли необходимым привести данные по остепненным лугам южных районов Нижегородской обл., сравнив их с остепненными лугами бассейна Вятки. Описания этих лугов были сделаны в 1988 г. в Лукояновском, Гагинском, Шатковском и Кулебаковском районах. Остепненные луга встречаются на крытых склонах водоразделов и коренных берегов рек и в поймах рек Алатыря, Пьяны, Теши.

Флористический состав нижегородских лугов близок к таковому в бассейне Вятки, но появляется некоторое чиело видов луговых и настоящих степей, которые отсутствуют в бассейне Вятки. Постоянны и обильны *Poa angustifolia*, *Trifolium montanum*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Medicago falcata*, *Potentilla argentea*, *Galium verum*, *Centaurea scabiosa*. Появляется *Salvia stepposa*. Остепненные луга Нижегородской обл. четко делятся на две ассоциации, имеющие значительные флористические различия.

Pimpinello saxifragae—Fragarietum viridis ass. nov.

Дифференциальные виды этой ассоциации (табл. 2) — обильные *Carex praecox* (вид остепненных лугов и луговых степей) и *Pimpinella saxifraga* (вид южных и остепненных лугов). В эту группу также входят относительно постоянные степные виды (*Koeleria cristata*, *Tragopogon orientalis*, *Hieracium echioides*) и виды остепненных лугов (*Seseli libanotis*, *Lotus corniculatus*, *Silene nutans*). Сообщества этой ассоциации встречаются на склонах коренных берегов рек, на склонах южной и юго-западной экспозиции, реже — на высоких сухих гривах в поймах рек.

Festuco valesiacae—Bromopsidetum ripariae ass. nov.

Оба вида, входящих в название ассоциации, степные, а *Bromopsis riparia* является доминантом. Возникает вопрос, относить эту ассоциацию к остепненным лугам или луговым степям? Четкой границы между любыми синтаксонами (клас-

ТАБЛИЦА 2

Остепненные луга юга Нижегородской области

Ассоциации	Festuco valesiacae—Bromopsidetum ripariae		Pimpinello saxifragae—Fragarietum viridis	
Число описаний	12		10	
Poa angustifolia	1	42	4	50
Trifolium montanum	1	75	6	80
Filipendula vulgaris	4	42	6	40
Fragaria viridis	3	58	4	80
Medicaga falcata	3	58	1	50
Potentilla argentea	1	58	1	80
Veronica teucrium		42		40
Centaurea scabiosa	1	33		20
Salvia stepposa	2	25		20
Galium verum	2	50		30
Poa pratensis	3	50	2	40
Festuca pratensis	1	42		40
Trifolium pratense	2	75	2	60
Centaurea jacea		25	2	40
Achillea millefolium	1	83		60
Leucanthemum vulgare		75	1	80
Knautia arvensis		75		70
Rumex thyrsiflorus		50	2	40
Veronica chamaedrys		58		50
Campanula patula		25		30
Dianthus deltoides		25		30
Lathyrus pratensis	1	42		50
Galium mollugo	3	42	1	70
Taraxacum officinalis		58		70
Polygala vulgaris		58		40
Bromopsis riparia	23	100		30
Festuca valesiaca	8	58	3	20
Ranunculus polyanthemos		75		40
Hieracium pilosella	1	42		20
Erigeron acris		25		
Gentiana cruciata		33		
Galium boreale		33		
Carum carvi		33		
Carex praecox	1	17	8	30
Pimpinella saxifraga		75	6	90
Koeleria cristata		8	1	40
Tragopogon orientalis		17	1	50
Seseli libanotis				20
Hieracium echioides				10
Lotus corniculatus		25		50
Silene nutans		33		60
Agrostis tenuis		17	1	50
Festuca rubra		17	1	50
Briza media		17	2	40
Plantago media		25	2	100
Tanacetum vulgare		17		60
Vicia cracca		42		80
Stellaria graminea		17		40
Trifolium repens		17	1	40
Calamagrostis epigeois		8		30
Sedum acre	1	17		10
Artemisia absinthium		25		10
Plantago lanceolata		25		10
Hieracium caespitosum		17	2	30
Berteroa incana		33		20
Medicago lupulina		25		10
Rumex acetosella		17		30
Linaria vulgaris		8		30
Equisetum arvense		17	1	30
Prunella vulgaris		8	2	30
Campanula rapunculoides		8		20
Cerastium holosteoides		17		10
Phleum pratense		25		10
Alchemilla monticola	5	33	2	20
Alchemilla hirsuticaulis	2	17	2	10
Rumex confertus	1	33		10
Cichorium intybus		17		10
Campanula glomerata		25	1	20
Alopecurus pratensis		8		10
Hypericum perforatum		17		20
Leontodon hispidus		17	1	20
Centaurea phrygia	1	25	1	10
Senecio jacobea		8		10
Primula veris		25		40
Geranium pratense	1	33		30
Dactylis glomerata	1	33		20
Eringium planum		8		10
Dianthus campestris		17		
Phlomis tuberosa		8		
Agrimonia eupatoria		8		
Thymus marschallianus		17		
Origanum vulgare		8		
Helictotrichon pubescens	1	17		
Lithospermum arvense		8		
Thalictrum minus		25		
Astragalus danicus		17		
Echium vulgare		17		
Acinos arvensis		17		
Veronica verna		17		

Ассоциации	Festuco valesiacae—Bromopsidetum ripariae	Pimpinello saxifragae—Fragarietum viridis	Ассоциации	Festuco valesiacae—Bromopsidetum ripariae	Pimpinello saxifragae—Fragarietum viridis
Число описаний	12	10	Число описаний	12	10
Androsace septentrionale	17		*Luzula multiflora*		30
Myosotis micrantha	17		*Anthoxanthum odoratum*		1 20
Allium rotundum		20	*Rumex acetosa*		20
Hieracium echioides		10	*Carex pallescens*		20
Ranunculus acris		20	*Thuidium philibertii*	13 42	2 20
Hypericum maculatum		20			

Примечание. Левые числа в поле таблицы — среднее проективное покрытие в %, правые — постоянство в %.

сами формаций) в природе нет, и в данном случае нужно учитывать не только дифференциальные виды, но и весь видовой состав этих сообществ. Среди дифференциальных видов нет других видов настоящих и луговых степей, а луговые мезофиты (*Poa pratensis*, *Festuca pratensis*, *Trifolium pratense*, *Centaurea jacea*, *Achillea millefolium*, *Leucanthemum vulgare*, *Alchemilla monticola*, *Geranium pratense*, *Dactylis glomerata*) играют весьма заметную роль в составе этих сообществ, но все же их роль несколько ниже, чем в предыдущей ассоциации. В этой ассоциации редко попадаются такие виды настоящих степей, как *Phlomis tuberosa*, *Eringium planum*, *Thymus marschallianus*. Сообщества этой ассоциации были встречены в пойме и на надпойменной террасе р. Алатырь, в пойме р. Пьяны и на склонах коренного берега р. Теши.

Асс. Trifolio montani—Bromopsietum riparia из Башкирии (Денисова и др., 1986) отнесена к остепненным лугам, хотя среди ее диагностических видов такие виды луговых степей, как *Bromopsis riparia* и *Salvia stepposa*. Асс. Festuco valesiacae—Bromopsidetum ripariae также можно отнести к остепненным лугам.

В степном Заалатырье (Алехин, Аверкиев, 1927), несколько южнее того района, где мы работали, еще в 1920-х годах встречались многочисленные степные участки на склонах, межах и вдоль дорог с ковылями, типчаком и многочисленными видами степного разнотравья. Севернее, в Межпьянье (Смирнов, 1927), встречались участки с высоким покрытием *Stipa capillata*, *S. lessingiana*, *Koeleria cristata* и степным разнотравьем.

Довольно много ассоциаций остепненных лугов уже описано с территории Европейской России и Украины. Все они характеризуются преобладанием одной определенной группы видов, из которой, конечно, не все присутствуют в каждой локальной ассоциации. По-видимому, можно выявить значительные флористические различия только между пойменными и суходольными остепненными лугами. А. Д. Булохов (2001) описал в союзе Trifolion montani Naum. 1986 несколько ассоциаций из Южного Нечерноземья России. Этот союз он считает пойменными остепненными лугами. В асс. Koelerio delavignei—Festucetum rubrae Bulokhov 1990 диагностическими видами являются *Koeleria delavignei*, *Fragaria viridis*, *Seseli libanotis*. Асс. Festucetum ovinae—Koelerietum delavignei Bulokhov 1994 содержит в качестве диагностических видов *Koeleria delavignei*, *Festuca ovina*, *Hieracium pilosella*. *Koeleria delavignei* постоянна в обеих ассоциациях. Отличают вторую ассоциацию только два последних вида (виды боровых пустошей). Флористи-

ческие различия этих ассоциаций невелики. Суходольные остепненные луга отнесены к союзу Scabioso ochroleucae—Poion angustifoliae, в котором выделено четыре ассоциации. Для этого союза приведено большое число диагностических видов, среди которых много видов боровых пустошей. Булохов отмечает широкое участие в сложении сообществ союза видов союза Cynosurion (*Agrostis tenuis*, *Briza media*, *Leontodon autumnalis*, *Lotus corniculatus*, *Phleum pratense*). Отличает эти луга от остепненных лугов других регионов значительное участие *Koeleria delavignei*, а по присутствию видов, имеющих оптимум в луговых степях, существенных отличий нет. В классе Festuso—Brometea, в союзе Cirsio—Brachipodion, который правильнее относить к остепненным лугам, а не к степям, он приводит только одну ассоциацию — Poo compressae—Onobrychidetum arenariae. Только эти два вида являются диагностическими для этой ассоциации; они и наиболее обильны. *Onobrychis arenaria* — вид несомненно степной, а *Poa compressa* — вид боровых пустошей, не свидетельствующий о сильном остепнении в этой ассоциации. По общему флористическому составу, в котором виды с оптимумом в луговых и настоящих степях составляют небольшую часть видового списка, принадлежность этой ассоциации к степным также далеко не очевидна.

Практика работ сторонников флористической классификации в нашей стране свидетельствует о том, что характерные виды классов, порядков и союзов нередко выбирают из того видового состава, который имеется в наборе сообществ, встречающихся в данном регионе. При этом обращают мало внимания на всю фитоценотическую амплитуду видов, на их экологические и фитоценотические оптимумы. Группы диагностических видов, естественно, меняют свой состав в разных регионах, а это вносит значительную неопределенность в набор критериев, определяющих ту или иную ассоциацию и ее положение в системе классификации.

Украинские геоботаники (Шеляг-Сосонко и др., 1986) отнесли к союзу Arrhenatherion, т. е. к настоящим лугам, асс. Poetum angustifoliae, в которой *Poa angustifolia* доминирует и обильна *Koeleria delavignei*, встречаются *Carex praecox*, *Galium verum*, *Filipendula vulgaris*, *Trifolium montanum*. В асс. Agrostietum vinealis доминируют *Agrostis vinealis* или *Poa angustifolia*. Степных видов в этой ассоциации нет, за исключением *Dianthus borbasii*. Это более осторожная позиция в оценке степени остепнения лугов. В настоящих лугах могут присутствовать отдельные виды остепненных лугов и луговых степей, а *Agrostis vinealis* и *Poa angustifolia* идут далеко на север без каких-либо степных спутников. Таков же характер асс. Agrostietum vinealis—Festucetum rubrae Sapegin 1986, в которой только *Agrostis vinealis*, *Thymus ucrainicus* и *Potentilla argentea* свидетельствуют о некотором остепнении. Л. М. Сапегин (1986) считает, что эта ассоциация занимает промежуточное положение между настоящими и остепненными лугами. В Башкирии (Ямалов и др., 2003) в союзе Trifolion montani выделено четыре ассоциации, в одной из которых — Ranunculo auricomi—Trifolietum medii — дифференциальными видами служат *Centaurea stenolepis*, *Ranunculus auricomus*, *Carex contigua*, *Geum rivale*, а диагностические виды союза и порядка встречаются с низким постоянством. Доминируют в этой ассоциации *Festuca pratensis*, *Poa pratensis*, реже *Dactylis glomerata*. Эти же виды доминируют в Diantho versicolor—Saponarietum officinalis. Вряд ли такие ассоциации следует относить к остепненным лугам. Это иной подход к определению границы между настоящими и остепненными лугами. Большинство же геоботаников считают, что даже наличие доминантов, характерных для остепненных лугов, недостаточно, чтобы считать луг остепненным, если отсутствует значительное число видов с оптимумом на остепненных лугах и в луговых степях. В частности, на Северо-Западе встречаются сообщества с преобладанием *Heli-*

ctotrichon pubescens или *Trifolium montanum*, в которых почти полностью отсутствуют какие-либо виды остепненных лугов. Такие луга нельзя считать остепненными (Василевич, 2000).

Характерные виды союза Mesobromion (Willews, 1982): *Agrimonia eupatoria*, *Anthyllis vulneraria*, *Bromopsis erecta*, *Carex caryophyllea*, *Carlina vulgaris*, *Cirsium acaulis*, *Helictotrichon pubescens*, *Leontodon hispidus*, *Origanum vulgare*, *Pimpinella saxifraga*, *Plantago media*, *Primula veris*, *Ranunculus bulbosus*, *Sanguisorba minor*, *Scabiosa columbaria*. За исключением небольшого числа западных видов, этот набор хорошо отражает флористический состав остепненных лугов Восточной Европы. Союз Cirsio—Brachypodion, распространенный в основном в Центральной Европе, с характерными видами *Agropyron intermedium*, *Aster amellus*, *Campanula bononiensis*, *Carex michelii*, *C. praecox*, *Cirsium pannonicum*, *Inula ensifolia*, *Iris aphylla*, *Linum austriacum*, *L. flavum*, *L. hirsutum*, *Ranunculus illiricus*, *Senesio erucifolius*, *S. integrifolius*, *Seseli annuum*, *Stipa pennata*, *Thalictrum simplex*, *Veronica austriaca* (Matuszkiewicz, 1984) значительно меньше похож на остепненные луга Восточной Европы. В этом союзе часто выступает доминантом *Brachypodium pinnatum*, который, по нашим и литературным данным, не играет серьезной роли на остепненных лугах Восточной Европы. На уровне ассоциаций сравнивать остепненные луга Центральной и Восточной Европы уже невозможно. Класс Trifolio—Geranietea sanguinei T. Müller 1962 — сообщества опушек лесов. Характерные виды этого класса: *Hypericum perforatum*, *Galium mollugo*, *G. album*, *Fragaria vesca*, *Trifolium medium*, *Veronica chamaedrys*, *Clinopodium vulgare* (Dengler et al., 2006). W. Matuszkiewicz (1984) приводит совершенно иной список характерных видов, куда входят *Astragalus cicer*, *A. glycyphyllos*, *Calamintha vulgaris*, *Coronilla varia*, *Galium verum*, *Inula conyza*, *Lathyrus heterophyllus*, *L. sylvestris*, *Medicago falcata*, *Orchis purpurea*, *Origanum vulgare*, *Silene nutans*, *Verbascum lychnitis*, *Vicia cassubica*, *V. pisiformis*, *V. tenuifolia*. Этот список в отличие от первого включает много видов остепненных лугов и луговых степей. Объясняются эти различия прежде всего географическим положением. Первый список характерных видов относится к северо-востоку Нижней Саксонии, а второй — к Польше, региону в целом более южному и более континентальному. В многочисленных ассоциациях этого класса в Нижней Саксонии выступают доминантами самые разные по экологии виды (*Polypodium vulgare*, *Poa nemoralis*, *Pteridium aquilinum*, *Vicia cassubica*, *Melampyrum nemorosum*, *Trifolium medium*, *Lathyrus sylvestris*, *Agrimonia procera*, *Astragalus glycyphyllos*). Южнее доминантами на опушках становятся *Dictamnus albus*, *Geranium sanguineum* (Wenz, Dierschke, 2006). Возникает вопрос, а что является достаточным и необходимым для того, чтобы отнести конкретные сообщества к этому классу? Но ответ на этот вопрос найти невозможно ни в западноевропейской, ни в российской литературе. Как можно судить по характеристикам ассоциаций этого класса, Trifolio—Geranietea представляет собой сообщества с некоторым участием видов остепненных лугов и степей, но преобладают в этих сообществах луговые, опушечные и лесные виды. Слабо выраженное остепнение не дает основания считать бóльшую часть сообществ этого класса остепненными лугами.

Анализ литературы по остепненным лугам Восточной Европы выявил довольно высокое однообразие их флористического состава. На остепненных лугах, которые нередко бывают полидоминантными, обильны *Agrostis vinealis*, *Poa angustifolia*, *Koeleria delavignei*, *Carex praecox*, реже *Brachypodium pinnatum*, *Phleum phleoides*, *Calamagrostis epigeios*. Из луговых злаков как доминанты часты *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*. Среди разнотравья основную роль играют *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Trifolium montanum*, нередко бывают постоянны *Ranunculus po-*

lyanthemos, *Medicago falcata*, *Galium verum*, *Potentilla argentea*. Можно предположить, что значительная часть варьирования остепненных лугов не связана с какими-то различиями в уеловиях местообитания и географического положения на Русской равнине. Большое число ассоциаций, которые уже описаны в этом регионе сторонниками флористического подхода к классификации растительности, с позиции этого подхода велико, учитывая фитоценотическую замещаемость видов, которая значительна как на остепненных, так и на настоящих лугах. Только пойменные остепненные луга существенно отличаются от суходольных остепненных лугов.

Заключенне

Набор характерных или диагностических видов не может достаточно полно очертить ту совокупность сообществ, которую следует отнести к какому-то синтаксону. Из этого набора в каждом синтаксоне более низкого ранга встречается лишь часть этих видов и присутствуют виды большого числа других синтаксонов. Положение синтаксона в системе классификации часто оказывается весьма неопределенным, а принимаемые решения отчасти субъективными. Почти все виды, которые обильны или постоянны на остепненных лугах, обильны и постоянны как в сообществах остепненных лугов, так и в луговых степях. Ни один из этих видов не определяет принадлежности сообществ к остепненным лугам. Только виды, отнесенные в группу видов остепненных лугов, имеют узкую фитоценотическую амплитуду и достаточно хорошо отграничивают остепиенные луга от настоящих лугов и луговых степей. Это то, что называют во флористической классификации характерными видами. Многие из них не постоянны и не обильны, но именно они определяют флористическую специфику того или иного синтаксона, что считалось необходимым условием для выделения синтаксонов во флористической классификации Браун-Бланке в ее классическом варианте.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алехин В. В., *Аверкиев Д. С.* Растительность степного Заалатырья // Производительные силы Нижегородской губернии. 1927. Вып. 6. С. 15—23.

Булохов А. Д. Травяная растительность Юго-Западного Нечерноземья России. Брянск, 2001. 296 с.

Василевич В. И. Остепненные луга Северо-Запада Европейской России // Бот. журн. Т. 91. № 6. С. 841—855.

Денисова А. В., *Мухамедшина В. С.*, *Муст Н. М.* Краткая характеристика основных ассоциаций пойменных лугов Башкирии класса Molinio—Arrhenatheretea // Вопросы динамики и синтаксономии антропогенной растительности. Уфа, 1986. С. 27—40.

Ерохин В. В. Флора и растительность суходольных лугов правобережья реки Вятки в нижнем течении. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Казань, 2003. 20 с.

Зарубин С. И. Флора и травянистая растительность поймы реки Чепцы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1970. 26 с.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР. 1940. Т. 2. М.; Л. Изд. АН СССР. С. 3—265.

Лавренко Е. М. Европейские луговые степи и остепненные луга // Растительность европейской части СССР. Л., 1980. С. 220—231.

Марков М. В. Растительность поймы реки Вятки в нижнем ее течении // Ученые записки Казанского ун-та. 1956. Т. 116. Кн. 1. С. 186—190.

Миркин Б. М., *Наумова Л. Г.* Наука о растительности. Уфа, 1998. 413 с.

Наумова Л. Г. Флористическая классификация пойменных лугов зоны затопления Куйбышевской ГЭС // Бюл. МОИП. Биол. 1986. Т. 91. Вып. 3. С. 75—83.

Ниценко А. А. Остепненные луга Северо-Запада СССР и их значение в сельском хозяйстве // Природные условия и вопросы земледелия на Северо-Западе СССР. Л., 1962. С. 45—63.

Носова Л. М. Флоро-географический аналнз северной степи европейской части СССР. М., 1973. 187 с.

Сапегин Л. М. Сообщества поймы нижнего течения реки Сож // Классификация растительности СССР. М., 1986. С. 62—69.

Смирнов П. А. Растительность Межпьянья Сергачского и Арзамасского уездов // Производительные силы Нижегородской губернии. 1927. Вып. 6. С. 47—53.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 992 с.

Шабалина И. А. К характеристике остепненных лугов в Кировской области // Ученые записки Кировского пед. ин-та. 1966. Вып. 22. С. 14—21.

Шеляг-Сосонко Ю. Р., Соломаха В. А., Сипайлова Л. М. Сообщества пойм лесной зоны Украины. Класс Molinio—Arrhenatheretea // Классификация растительности СССР. М., 1986. С. 59—62.

Шенников А. Н. Луговая растительность СССР // Растительность СССР. Т. 1. М.; Л., 1938. С. 429—647.

Ямалов С. М., Филинов А. А., Соломещ А. И. Остепненные луга порядка Galietalia veri на Южном Урале // Растительность России. 2003. № 5. С. 62—80.

Dengler J., Eisenberg M., Schröder J. Die grundwasserfernen Saumgesellschaften Nordostniedersachsen im europäischen Kontext — Teil I. Säume magerer Standorte (Trifolio—Geranietea sanguinei) // Tuexenia. 2002. Vol. 26. S. 51—93.

Matuszkiewicz W. Przewodnik do oznaczania zbiorowisk roślinnych Polski. Warszawa, 1984. 298 S.

Wenz I., Dierschke H. Helio-thermophile Saumgesellschaften auf des Nahe—Gebietes // Tuexenia. 2006. Vol. 26. S. 95—119.

Willems J. H. Phytosociological and geographical survey of Mesobromion communities // Vegetatio. 1982. Vol. 48. N 3. P. 227—240.

SUMMARY

Steppe meadow communities are characterized by combination of meadow, steppe meadow and meadow steppe plant species. Species that form steppe meadow communities in the East Europe were divided into several groups in accordance with their phytocoenotical optima. Steppe meadows in the Vyatka River basin are presented by ass. Fragario viridis—Trifolietum montanae on slopes of river valleys, and by ass. Fragario viridis—Agrostietum vinealis in the Vyatka floodplain. Ass. Pimpinello saxifragae—Fragarietum viridis and Festuco valesiacae—Bromopsidetum ripariae were described in the southern part of Nizhniy Novgorod Region. All the associations can be included in Trifolion montani alliance. Associations of steppe meadows in the East Europe are rather similar in species composition. Significant difference exists between floodplain and upland steppe meadows only.

СООБЩЕНИЯ

УДК 582.32

© О. М. Афонина

МХИ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «АЛХАНАЙ» (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ)

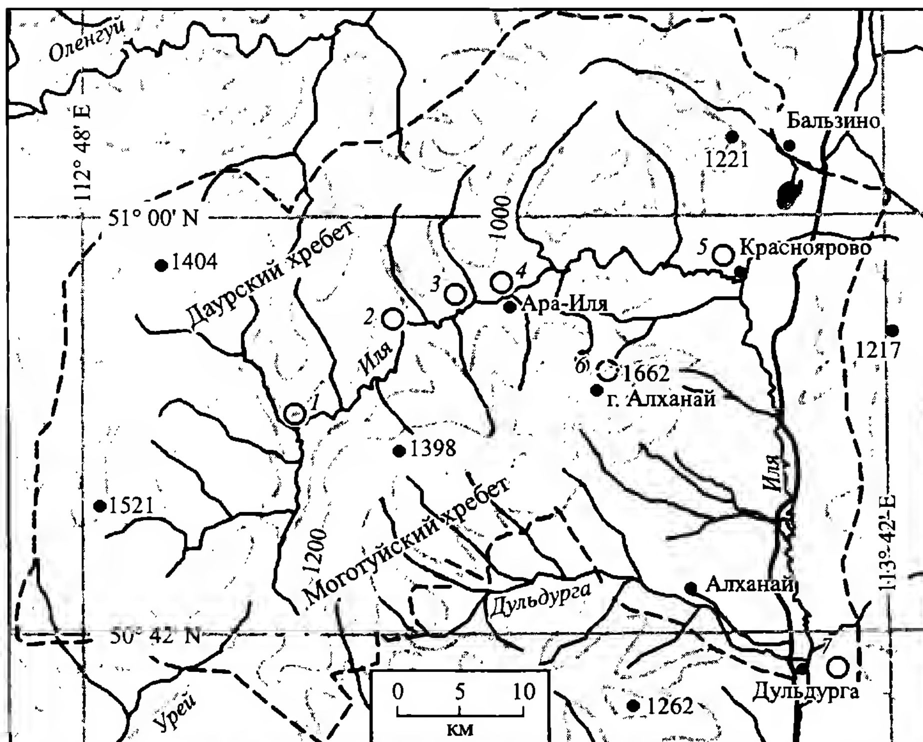
O. M. AFONINA. THE MOSSES OF THE «ALKHANAI» NATIONAL PARK (ZABAIKALIE TERRITORY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812)234-45-12
E-mail: stereodon@yandex.ru
Поступила 15.05.2008

Приведены результаты бриофлористических исследований на территории национального парка «Алханай», расположенного в Забайкальском крае (бывшая Читинская обл. и Агинский Бурятский автономный округ). Аннотированный список включает 203 вида и 5 внутривидовых таксонов, из которых 33 видов впервые указываются для флоры мхов Забайкальского края. Дается общая характеристика мохового покрова основных типов местообитаний.
Ключевые слова: мхи, флора, национальные парки, Забайкалье.

Национальный парк «Алханай» был создан в 1999 г. для сохранения и организованного рекреационного использования горно-таежных и степных ландшафтов Забайкалья, уникальной флоры и фауны, а также для охраны культовых мест бурятского народа. Парк расположен в Забайкальском крае (бывшая Читинская обл. и Агинский Бурятский автономный округ) на территории Дульдургинского р-на, занимает долину р. Иля в ее верхнем и среднем течении и склоны Даурского и Моготуйского хребтов. Общая площадь парка составляет 138 234 га, центральное место занимает горный массив — гора Алханай, достигающая высоты 1662 м над ур. м. В парке представлены таежные и степные экосистемы. Крутые склоны сопок южной экспозиции, как правило, заняты осочково-злаково-разнотравными и осочково-полынно-разнотравными степными сообществами. Нижний лесной пояс составляют лиственнично-березовые (*Larix dahurica, Betula platyphylla*), березово-лиственничные и сосновые леса (*Pinus silvestris*), а верхний лесной пояс — лиственнично-кедровые и кедрово-лиственничные (*Pinus sibirica, Larix dahurica*) леса, которые выше сменяются зарослями кедрового стланика (*Pinus pumila*) и горно-тундровыми мохово-лишайниковыми сообществами. К днищам распадков приурочены ерники из березы кустарниковой. В пойме р. Иля встречаются пойменные тополево-черемуховые и тополево-ивовые разнотравные леса, ивняки, осоково-пушицевые закустаренные заболоченные сообщества и разнотравные луга.

Бриофлористические исследования на территории парка проводились в 2005—2007 гг. в составе ботанического отряда экспедиции Ботанического сада-института ДВО РАН по приглашению дирекции парка для инвентаризации флоры и растительности. С целью выявления флоры мхов были обследованы основные типы местообитаний в следующих пунктах (см. рисунок): **1.** Левый берег р. Иля в ее



Пункты сборов на территории национального парка «Алханай».

1 — левый берег р. Иля в ее верхнем течении севернее впадения ручья Ниж. Никсандра; *2* — левый берег р. Иля у ручья Ниж. Тангая; *3* — среднее течение р. Иля у кордона на границе охраняемой зоны; *4* — в 3 км западнее пос. Ара-Иля; пади Дыбыкса, Бальцы и ближайшие склоны близ поселка; *5* — среднее течение р. Иля близ пос. Красноярово; *6* — гора «Алханай»; *7* — в 5 км на восток от пос. Дульдурга, гора Ело-Раханай.

верхнем течении севернее впадения ручья Ниж. Никсандра (50°48′ N, 113°02′ E; № 0105—1605; 16—17 VII 2005). **2.** Левый берег р. Иля у ручья Ниж. Тангая (950°54′ N, 113°09′ E; № 1406—2006; 8 VII 2006). **3.** Среднее течение р. Иля, у кордона на границе охраняемой зоны (50°56′ N, 113°13′ E; № 1705—2505; 18 VII 2005, и № 2106—2206; 9 VII 2006). **4.** В 3 км западнее пос. Ара-Иля, пади Дыбыкса, Бальцы и ближайшие склоны близ поселка (50°56′ N, 113°12′ E; № 0106—0906; 6—7 VII 2006, и № 2306—2706; 10 VII 2006). **5.** Средиее течение р. Иля близ пос. Красноярово (50°58′ N, 113°25′ E; n.s.; 19 07 2005). **6.** Гора «Алханай» (50°50′ N, 113°23′ E; № 3005—3705; 20—21 VII 2005, и № 2806—3606; 11 VI 2006, и № 06807—09007; 20—27 VII 2007). **7.** В 5 км на восток от пос. Дульдурга, гора Ело-Раханай (50°50′ N, 113°24′ E; № 3706—4006; 13 VII 06).

Ранее сведений о мхах национального парка практически не было. Несколько видов (*Coscinodon cribrosus, Leptodontium flexifolium*) из окрестностей пос. Дульдурга указывается в «Определителе листостебельных мхов Центральной Сибири» (Бардунов, 1969). Некоторые данные по отдельным видам были включены в издание «Эксикаты мохообразных России и сопредельных государств» (Афонина и др., 2006, 2007) и в работу о находках новых видов мхов для Забайкальского края (Афонина, 2007). В результате обработки собранной коллекции был составлен аннотированный список мхов национального парка «Алханай», который включает 203 вида и 5 внутривидовых таксонов. Виды в списке расположены в алфавитном поряд-

ке, названия даются по Ignatov et al., 2006. Для каждого вида цифрами указываются пункты сборов, перечисляются типы местообитаний, отмечается наличие спорофитов и приводятся номера образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE); в некоторых случаях указываются сопутствующие виды. Для широко распространенных на территории парка видов дается общая характеристика. Виды, новые для Забайкальского края, отмечены звездочкой; таксоны, которые уже указывались для национального парка, приводятся с литературной ссылкой.

Abietinella abietina (Hedw.) M. Fleisch. — **1—7.** Распространенный на территории парка вид образует чистые покрытия на сухих скалах и крупных валунах, растет также на почве в сухих лесах, преимущественно занимающих склоны южных экспозиций. Часто образует смешанные дерновинки с *Hedwigia ciliata, Rhytidium rugosum, Sanionia uncinata.*

Aloina rigida (Hedw.) Limpr. — **7.** Останцы на гребне горы. Со спорофитами. № 4005.

Amblystegium serpens (Hedw.) Bruch et al. var. *serpens* — **1,3,4,6.** В моховых группировках по берегам ручьев, в нишах под корнями деревьев и в основании деревьев. Обычно растет в небольшой примеси среди *Bryum moravicum, Calliergon giganteum, Campylidium sommerfeltii.* Со спорофитами. № 1005, 2005, 3005, 3105, 0306, 0706, 2106.

A. serpens var. *juratzkanum* (Schimp.) Rau et Herv. — **6.** На камнях под водопадом, в моховой дерновинке с *Cratoneuron filicinum.* № 3006.

Andreaea rupestris Hedw. var. *papillosa* (Lindb.) Podp. — **4, 6.** На камнях и крупных валунах в верхнем лесном поясе, в багульниковых лиственничниках, на россыпях камней и выходах скальных пород. Образует мелкие чистые дерновинки. Со спорофитами. № 1006, 1106.

Anomobryum julaceum (Schrad. ex P. Gaertn., B.Mey. et Scherb.) Schimp. var. *concinnatum* (Spruce) J.E.Zetterst. — **2,6.** На крупных каменных глыбах в основании крутого степного склона, на скальных выходах по берегу ручья у водопада на мелкоземе. № 1806, 08307.

Anomodon minor (Hedw.) Fuernr. subsp. *integerrimus* (Mitt.) Z.Iwats. (*A. planatus* Mitt.) — **6.** На скалах и крупных валунах вдоль ручьев. Образует чистые рыхлые дерновинки или с примесью *Myuroclada maximowiczii.* № 3405, 3406, 3506.

Aulacomnium palustre (Hedw.) Schwaegr. var. *imbricatum* Bruch et al. — **1.** В лиственничнике березовом на надпойменной террасе. № 0805.

A. turgidum (Wahlenb.) Schwaegr. — **6.** На камнях в смешанных лесах, в моховых дерновинках вместе с *Abietinella abietina, Polytrichum commune, Rhytidium rugosum.* № 3505.

Barbula convoluta Hedw. — **1,4,5,7.** В разнотравной луговой степи, в сухом русле ключа, на тропинке в лиственничном лесу, на останцах. Образует мелкие группировки с *Bryum argenteum, Leptobryum pyriforme, Funaria hygrometrica.* №№ 1305, 2705, 0306, 3206, 4006.

Bartramia pomiformis Hedw. — **3,4,6.** На камнях и валунах в лиственничном лесу, на скалах, на береговых склонах. Образует крупные дерновинки вместе с *Pohlia cruda, Cnestrum schisti, Eurhynchiastrum pulchellum.* Со спорофитами. № 0806, 2206, 2806, 3506.

Brachytheciastrum velutinum (Hedw.) Ignatov et Huttunen (*Brachythecium velutinum* (Hedw.) Bruch et al.) — **6.** В моховой группировке на выходах коренных пород, вместе с *Pohlia cruda.* № 08707.

Brachythecium buchananii* (Hook.) A.Jaeger — **6. На скальных выходах и крупных валунах. Образует чистые дерновинки. №№ 3806,4006, 08307, 08407. Опред. М. С. Игнатов.

B. cirrosum (Schwaegr.) Schimp. (*Cirriphyllum cirrosum* (Schwaegr.) Grout) — **6.** На выходах коренных пород на высоте 1287 м над ур.м., в небольшой примеси в смешанной дерновинке (мелкая форма). № 08907.

B. erythrorrhizon* Brueh et al. — **6. На камнях и скальных выходах в верхнем лесном поясе. Образует обширные чистые дерновинки. № 3705, 3506, 08207, 08707.

B. mildeanum (Schimp.) Schimp. — **3,4.** В лиственничнике разнотравном, на почве в сухом русле ручья. № 2005, 0306.

B. rivulare Bruch et al. — **5.** В разнотравном березняке по берегу ручья. № 2805.

B. salebrosum (F.Weber et D.Mohr) Bruch et al. — **3,4,5,6.** На камнях в лесах, по обочинам дорог. № 1905, 2005, 2805, 3005, 3205, 1006.

Brothera leana (Sull.) Muell. Hal. — **1,4,6.** В лесах на валежнике, на горелых пнях, в основании стволов деревьев. Образует чистые плотные дерновинки или с примесью *Pohlia nutans*, *Dicranum montanum*. № 0905, 3105, 2306.

Bryhnia* cf. *hultenii* E. B. Bartram — **6. На камнях под водопадом на ручье Аршан. № 3006. Опред. М. С. Игнатов.

B. novae-angliae (Sull. et Lesq.) Grout (*B. brachycladula* Cardot) — **4.** Падь Дыбыкса, в сухом русле ручья, в лиственничнике с подлеском из спиреи. № 0306. Опред. М. С. Игнатов.

Bryoerythrophyllum ferruginascens (Stirt.) Giacom. — **2,6,7.** На почве в старом русле ручья, на береговом обрыве, на мелкоземе на крутом каменистом склоне. Образует чистые, довольно обширные дерновинки. № 1706, 1906, 4006.

От близкого и широко распространенного вида *B. recurvirostrum* этот вид отличается более коротким кончиком листа, слабо отогнутыми краями листьев и развитием на ризоидах клубеньков. В Забайкалье этот вид не редкий; предполагается, что он не редок и в Сибири в целом (Ignatova, Ignatov, 2001), недавно был найден еще и на Камчатке (Чернядьева, Игнатова, 2007).

B. inaequalifolium (Taylor) R. H. Zander (*Barbula inaequalifolia* Taylor) — **7.** На вертикальной поверхности скалы. № 4006. Образует небольшие группировки вместе с *B. ferruginascens*. Редкий горный вид, распространенный в основном в тропиках, но имеющий отдельные местонахождения и на севере, в том числе на территории России на Алтае (Ignatov, 1992) и в Забайкалье (Афонина, 2007).

B. recurvirostrum (Hedw.) P. C. Chen — **3,4,5,6.** В лесах на валунах, покрытых мхами, на камнях вдоль русла ручья, на береговых склонах в нишах под кустами или корнями, часто вместе с *Encalypta ciliata, Pohlia cruda.* Со спорофитами. № 1905, 2605, 0106, 3006, 3506.

Bryum algovicum Sendtn. ex Muell. Hal. (*B. angustirete* Kindb.) — **6.** На скальных выходах по левому берегу ручья Убжогое у водопада. № 08307. Опред. В. И. Золотов.

B. amblyodon* Muell. Hal. — **6. На стволе тополя в смешанном лесу, 24 VII 2007, n. s. Опред. В. И. Золотов.

B. argenteum Hedw. — **1—7.** На выворотах корней лиственницы, на тропинках и обочинах дорог, на старых кострищах, на камнях и валунах, часто вместе с *Ceratodon purpureus, Funaria hygrometrica.* Со спорофитами. № 0205, 1006, 3206, 4006.

B. capillare Hedw. — **6.** На влажных скалах по ручью Убжогое. № 08407. Опред. В. И. Золотов.

B. creberrimum* Taylor — **2. На камнях на берегу реки. № 1706. Опред. В. И. Золотов.

B. cyclophyllum* (Schwaegr.) Bruch et al. — **4. На камнях в русле ручья. № 0106. Опред. В. И. Золотов.

Bryum moravicum* Podp. (*B. laevifilum* Syed) — **6. Обрывистый берег ручья Убжогое среди *Myurella julacea, Pohlia cruda* и на тропе близ ручья Аршан с *Amblystegium serpens*. № 3305, 08707.

B. pallens* Sw. ex anon. — **2. На камнях на берегу р. Иля. № 1406. Опред. В. И. Золотов.

B. pseudotriquetrum (Hedw.) Schwaegr. — **1—6.** Распространенный вид на территории парка, растет в осоково-пушицевом сообществе с *Drepanocladus polycarpos, Calliergonella cuspidata*, в сыром ернике, в ивняке по берегу ручья, в моховых группировках по водотокам, на береговых обрывах, на камнях у воды и в русле ручьев. № 1505, 3005, 3605, 0306, 0606, 0706.

B. uliginosum* (Brid.) Bruch et al. — **2. На камнях на берегу р. Иля. № 1406. Опред. В. И. Золотов.

Calliergon giganteum (Schimp.) Kindb. — **1,2,4.** В моховых группировках по берегам рек и ручьев, в густом ивняке по берегу ручья, в оеоково-пушицевом сообществе. № 1005, 1505, 0706, 1406, 1706.

C. megalophyllum* Mikut. — **2. Образует чистое покрытие по берегу р. Иля. № 1406.

Calliergonella cuspidata (Hedw.) Loeske — **1.** В осоково-пушицевом сообществе с промоинами. Образует дерновинки вместе с *Campylium stellatum, Drepanocladus polycarpos*. № 1505.

C. lindbergii (Mitt.) Hedenaes (*Hypnum lindbergii* Mitt.) — **2,5.** В осочнике по берегу старицы, на каменистом берегу р.Иля, в моховых группировках по берегам ручьев. №№ 2005, 2805, 1406, 1706.

Campyliadelphus chrysophyllus (Brid.) R. S. Chopra (*Campylium chrysophyllum* (Brid.) Lange) — **3,4.** В лесу на каменных глыбах вместе с *Encalypta ciliata, Pohlia cruda, Saelania glaucescens*, в березовом лесу в моховом сообществе на бугре из щебня с *Haplocladium angustifolium*. № 1905, 2706.

Campylidium sommerfeltii (Myrin) Ochyra (*Campylium sommerfeltii* (Myrin) Lange) — **1,4,6.** В зарослях ивняка и спиреи по ложбине стока, на камнях и на валежнике в лесу. Обычно растет в дерновинках вместе с *Leptodontium flexifolium, Myuroclada maximowiczii, Plagiomnium cuspidatum, Oncophorus wahlenbergii*. Со спорофитами. №№ 1205, 3205, 0806.

Campylium protensum (Brid.) Kindb. — **1.** В осочнике в пойме реки. № 0605.

C. stellatum (Hedw.) C. E. O. Jensen — **1.** На осоково-пушицевом болоте в дерновинке с *Helodium blandowii*. № 1505.

Ceratodon purpureus (Hedw.) Brid. — **1—6.** Часто встречается на нарушенных местообитаниях — на выворотах корней, на старых кострищах, на обочинах дорог, на камнях. Со спорофитами.

Climacium dendroides (Hedw.) F. Weber et D. Mohr — **1—6.** В моховых группировках по берегам ручьев и рек, в пойменных ивняках. № 1005, 0306, 0706.

Cnestrum schisti (F. Weber et D. Mohr) I. Hagen — **3.** На каменных глыбах в лиственничном лесу вместе с *Bartramia pomiformis, Oxystegus tenuirostris*. Со спорофитами. № 2206.

Coscinodon cribrosus (Hedw.) Spruce — **7.** На вертикальной поверхности скалы. № 4006 (Бардунов, 1969). Опред. Е. А. Игнатова.

Cratoneuron filicinum (Hedw.) Spruce var. *filicinum* — **5,6.** В осоково-разнотравных сообществах по берегу водоема, в моховых группировках по берегу ручья, на камнях по берегу и в русле ручья. Часто образует покрытия на камнях вместе

с *Amblystegium serpens* var. *juratzkanum*, *Hygrohypnum ochraceum*, *Oncophorus virens*, *Schistidium apocarpum* subsp. *canadense*. № 2705, 2805, 3005, 3205, 1406, 3006, 3406.

C. filicinum (Hedw.) Spruce var. *atrovirens* (Brid.) Ochyra — **6.** На камнях под водопадом по ручью Аршан. В дернинке представлены растения, у которых сохранились только жилки, листовые пластинки все разрушены. № 3006.

Cynodontium asperifolium (Lindb. et Arnell) Paris — **6.** На камнях, валунах и на валежнике в лиственничном лесу в верхнем лесном поясе и в смешанном лесу, на задернованных скальных выходах. Образует чистые дерновинки, иногда с примесью *Isopterygiopsis muelleriana, Plagiothecium laetum, Platygyrium repens.* Со спорофитами. № 3405, 3705, 3506, 07607, 08207, 08607, 08707, 08907.

C. polycarpon* (Hedw.) Schimp. — **4. В моховых дерновинках среди каменных развалов в пойменном березовом лесу. Со спорофитами. № 2606.

C. strumiferum (Hedw.) Lindb. — **4,6.** На камнях и валунах в лиственничном лесу, на скальных выходах. Со спорофитами. № 3405, 1006, 1106.

Dichelyma falcatum (Hedw.) Myrin — **6.** В депрессии с водой на курумнике в верхнем лесном поясе. Образует чистые группировки. № 3405 (Афонина и др., 2007).

Dichodontium pellucidum (Hedw.) Schimp. — **6.** На скальных выходах, на камнях на каменистом склоне с березовым лесом. Встречается в небольшой примеси среди *Isopterygiopsis muelleriana*, *Bryoerythrophyllum ferruginascens.* № 2806, 06807, 08707 (Афонина, 2007).

Dicranella sp. — **4.** Падь Дыбыкса, сухое русло ручья. № 0306. Образец без спорофитов и идентифицировать его до вида невозможно.

Dicranum acutifolium (Lindb. et Arnell) C. E. J. Jensen — **6.** На камнях в лиственничнике багульниково-моховом и среди курумов в редкостойном лиственничнике с кедром и кедровым стлаником. № 3405, 07707.

D. bonjeanii De Not. — **1,6.** На стволе поваленной лиственницы в березовом лиственничнике среди *Oncophorus wahlenbergii*, на гранитных выходах в смешанном лесу. № 0905, 08707.

D. brevifolium (Lindb.) Lindb. — **1.** На отдельно лежащих камнях в разнотравном листвеиничнике. № 0705. Определение этого вида и следующего подтверждено Е. А. Игнатовой.

D. dispersum* Engelmark — **1,6. В разнотравном березняке на склоне овражка и в нише среди развалов курумов на склоне с *Neckera pennata*. № 1105, 07207.

D. elongatum Schleich. ex Schwaegr. — **4,6.** В ернике багульниково-моховом, в разнотравном лиственничнике в основании стволов деревьев, в нишах среди курумов выше границы леса. Со спорофитами. №№ 3205, 0606, 1006.

D. flagellare Hedw. (*Ortodicranum flagellare* (Hedw.) Loeske) — **1—6.** Один из наиболее распространенных видов, часто встречается в основаниях стволов деревьев в лиственничниках и смешанных лесах, растет также на валежнике и камнях, на скалах, образуя с другими мхами густые дерновинки. № 3105, 3205, 3405, 3705, 0506, 1006, 2906.

D. flexicaule Brid. — **4,6.** На валунах и камнях в смешанном лесу, на россыпях курумов в редкостойном лиственничнике с кедром и кедровым стлаником. Образует чистые дерновинки. № 1006, 3506.

D. fragilifolium Lindb. — **1,6.** В основании ствола березы в лиственничнике березовом, на валежнике в смешанном лесу, на выходах коренных пород на крутом склоне. Образует дерновинки с примесью *Dicranum flagellare, Sanionia uncinata, Stereodon pallescens.* № 0705, 3705, 1006.

D. fuscescens Turner — **6.** На камнях в смешанном лесу, на скалистых обнажениях на склонах преимущественно южной экспозиции. Со спорофитами. № 3505.

D. leioneuron* Kindb. — **1. На камнях в лиственничнике березовом на надпойменной террасе и в сухом сосновом рододендроновом лесу. № 0705.

D. montanum Hedw. (*Ortodicranum montanum* (Hedw.) Loeske) — **4,6.** На валежнике в лиственничнике багульниково-моховом и в смешанных лесах, на выступающих корнях кедра в редкостойных лиственничниках с кедром и кедровым стлаником. Образует плотные дерновинки вместе с *Brothera leana, Plagiothecium laetum, Pohlia nutans*. №№ 3405, 1106, 3106.

D. muehlenbeckii* Bruch et al. — **4. Падь Бальцы, на гнилушке в лиственничнике багульниковом вместе со *Stereodon plicatulus*. № 1106.

D. polysetum Sw. — **1,6.** В разнотравном березняке на склоне овражка, на валежнике в смешанном лесу, на камнях в редкостойном лиственничнике с кедром. № 1105, 3705, 07707.

D. scoparium Hedw. — **4,6.** На камнях, в основании стволов деревьев и на валежнике в смешанном лесу, на развалах камней выше границы леса. № 3105, 3205, 3705, 1006, 3506.

D. spadiceum J. E. Zetterst. var. *spadiceum* — **6.** На камнях и на валежнике в лиственничниках багульниково-моховых, на камнях в смешанном лесу, на валунах выше границы леса, на выходах коренных пород на склоне. № 3405, 3505, 1006, 1106, 07707, 08107, 08307.

D. spadiceum var. *subscabrifolium* Schljakov — **6.** Верхний лесной пояс на камнях в лиственничнике багульниково-моховом, на камнях и валежнике в смешанном лесу. Образует крупные дерновинки вместе с *Hypnum cupressiforme* и *Paraleucobryum longifolium*. Со спорофитами. № 3405, 3505, 3705.

D. undulatum Schrad. ex Brid. (*D. bergeri* Blandow, *D. affine* Funck) — **1,4,6.** В лиственничных и сосновых лесах, образует чистые подушки в основании стволов деревьев. Со спорофитами.

Didymodon gaochienii* B. C. Tan et Y. Jia — **6. На камне в березовом лесу, 23 VII 2007, n. s. Опред. Т. Н. Отнюкова.

D. hedysariformis Otnyukova — **4,6.** В основании стволов деревьев и на валежнике в смешанном лесу, на камнях в лиственничнике багульниково-моховом и на камнях степного каменистого склона. № 3105, 3405, 3705, 2506. Растет в небольшой примеси в смешанных моховых дерновинках. В Забайкалье вид известен еще на территории Сохондинского заповедника (Афонина, 2007).

D. icmadophilus (Schimp. ex Muell. Hal.) K. Saito (*Barbula icmadophila* Schimp. ex Muell. Hal.) — **6.** На скальных выходах по левому берегу ручья Ужбогое и на камнях. № 08307, 08507.

D. zanderi Afonina et Ignatova — **6.** На камнях и валунах по берегам и в русле ручьев. Со спорофитами (редко). Недавно описанный вид (Afonina, Ignatova, 2007), на территории парка довольно обычный, покрывает камни на ручьях Аршан и Ужбогое, часто образует дерновинки вместе с *Schistidium apocarpum* subsp. *canadense*. В Забайкалье вид известен еще из окр. пос. Кыра, на территории России встречается также на Анабарском плато, в Бурятии, на Алтае, в Якутии, на Камчатке, в Приморском крае.

Distichium capillaceum (Hedw.) Bruch et al. — **4,6,7.** На камнях и скальных выходах, в лесу на валежнике, в нишах на береговых склонах ручьев. Со спорофитами. № 0306, 0506, 3106, 3406, 3506, 4006, 08107, 08307, 09007.

Ditrichum cylindricum (Hedw.) Grout (*Trichodon cylindricus* (Hedw.) Schimp.) **6.** На береговом склоне ручья Ужбогое с нарушенным растительным покровом. Со спорофитами. № 09007(Афонина, 2007).

D. pusillum (Hedw.) Hampe — **6.** На береговом склоне ручья Ужбогое с нарушенным растительным покровом. Со спорофитами. 09007.

Drepanocladus aduncus (Hedw.) Warnst. — **2,5.** В осочнике по берегу старицы и в осоково-разнотравном сообществе по берегу водоема. № 2705, 2006.

D. polycarpos (Blandow ex Voit) Warnst. (*D. aduncus* var. *polycarpos* (Blandow ex Voit) G. Roth — **1,5.** На осоково-пушицевом болоте и в осоково-разнотравном сообществе по берегу водоема. Образует дерновинки вместе с *Calliergonella cuspidata*. № 1505, 2705.

D. polygamus (Bruch et al.) Hedenaes (*Campylium polygamum* (Bruch et al.) Lange et C. E. O. Jensen) — **3.** На опушке березового леса у дороги. № 2405.

D. sendtneri (Schimp. ек H. Muell) Warnst. — **1,3,4.** В пойменном ивнячке, в моховой группировке на опушке леса, в осоково-пушицевом болотце, на бугре из щебня в пойменном березняке. № 1505, 2405, 2706.

Encalypta ciliata Hedw. — **3,4,6,7.** На скалах, на каменных глыбах в лиственничном лесу, на обрывистых берегах водотоков, на обочине дороги. Образует дерновинки часто вместе с *Saelania glaucescens, Pohlia cruda.* Со спорофитами. № 1905, 3305, 0806, 3506, 4006, 07607, 08207, 08307, 08507, 09007.

E. rhaptocarpa Schwaegr. — **2,4,6.** На выходах основных пород, на каменных глыбах в основании крутого степного склона и в лиственничнике. Со спорофитами. № 1806, 2206, 2406.

E. sibirica* (Weinm.) Warnst. — **1,3. В полынно-злаковой степи на крутом южном склоне, на каменных глыбах в основании склона в лиственничнике, на опушке березового леса у дороги. Со спорофитами. № 1605, 1805, 1905, 2406.

E. trachymitria* Ripart (*E. rhaptocarpa* var. *leptodon* (Bruch) Lindb.) — **3. На каменной глыбе в лиственничнике. Со спорофитами. № 2206.

Entodon schleicheri (Schimp.) Demet. — **6.** На камнях по берегу ручья, на скальных выходах у водопада на левом берегу ручья Ужбогое, в лиственничнике на крутом каменистом склоне северной экспозиции. Образует крупные чистые дерновинки. № 3406, 3506, 08307, 08907.

Eurhynchiastrum pulchellum (Hedw.) Ignatov et Huttunen (*Eurhynchium pulchellum* (Hedw.) Jenn.) — **1,3—6.** На почве в березняке разнотравном, на каменных глыбах, выходах коренных пород и в нишах под корнями в лиственничниках. Образует обширные дерновинки, часто с *Plagiothecium denticulatum, Pohlia cruda*. № 1105, 1905, 2805, 2905, 3405, 0506, 08607, 08707, 08907.

Eurohypnum leptothallum (Muell. Hal.) Ando — **5—7.** На камнях в горной разнотравной степи на склоне, на останцах и скалах. Образует чистые уплощенные дерновинки или растет вместе с *Hedwigia ciliata, Platygyrium repens*. № 2605, 4006, 08507.

Fabronia ciliaris (Brid.) Brid. — **1—4,6,7.** На камнях в полынно-злаковой и разнотравной степи на крутых склонах, на камнях в пойменном березняке и в лиственничниках, на каменных глыбах и выходах коренных пород. Образует нежные, тонкие чистые дерновинки или растет в примеси среди *Didymodon zanderi, Hedwigia ciliata.* Со спорофитами. № 1605, 1705, 2005, 2605, 1506, 1606, 1806, 2206, 2406, 2506, 4006, 06807,08507.

Fissidens viridulus* (Sw.) Wahlenb. — **6,7. На останцах на гребне горы, среди развалов курумов на склоне, на береговом склоне с нарушенным растительным покровом. Со спорофитами. № 4006, 08507, 09007.

Fontinalis antipyretica Hedw. — **2.** На камнях по берегу р. Иля. Образует крупные чистые сообщества или растет вместе с *Leptodictyum riparium, Rhynchostegium riparioides.* № 1406,1706.

Funaria hygrometrica Hedw. — **1,3,4,6.** На осоково-пушицевом болоте, в осочнике по берегу протоки, в сухом русле ручья, на тропинке в разнотравном лиственничнике, в пойменном березняке. Образует дерновинки вместе с *Bryum argenteum, Leptobryum pyriforme.* Со спорофитами. № 1505, 2005, 2205, 0306, 0506, 3206.

Grimmia elatior Bruch ex Bals.-Criv et De Not. — **6.** На камнях в лиственничнике багульниково-моховом, на выходах коренных пород. Образует чистые дерновинки. № 3405, 08107, 08907.

G. jacutica Ignatova, Bednarek-Ochyra, Afonina et J. Muñoz — **4,6.** В верхнем лесном поясе на курумах в лиственничнике багульниково-моховом, на каменистых россыпях на склонах горы Алханай. Образует обширные чистые дерновинки. Со спорофитами. № 3405, 1006, 07207, 07707. Для Забайкальского края указывается еще по сборам Л. В. Бардунова (р. Шилка, верхнее течение р. Боти) и Р. В. Филина (р. Наминга) (Ignatova et al., 2003), а также он включен в издание эксикат (Афонина и др., 2006).

G. laevigata* (Brid.) Brid. — **4. На камнях каменистого степного склона. № 2506. Опред. Е. А. Игнатова.

G. longirostris Hook. — **1—7.** Самый распространенный вид данного рода, растет на камнях в лесах и степях, на останцах и скалах. Часто со спорофитами. № 0305, 2005, 3405, 0206, 2906, 3006.

G. muehlenbeckii Schimp. — **4.** Падь Бальцы, в лиственничнике багульниковом на камнях. № 1106 (Афонина, 2007). Опред. Е. А. Игнатова.

G. pilifera P. Beauv. — **1—3,5,6.** На камнях в пойменном лиственничнике и в смешанном лесу, на камнях в иолынно-злаковой разнотравной степи на крутом каменистом склоне, на камнях по берегу р. Иля и на каменистых склонах. Со спорофитами. № 0305, 1605, 1705, 2605, 3205, 1406, 1506, 2206, 2506.

Haplocladium angustifolium (Hampe et Muell. Hal.) Broth. — **1,3—6.** На камнях и в основании стволов деревьев в пойменном лиственничнике, в сухом сосняке и березняке, на камнях в верхнем лесном поясе в багульниковом лиственничнике, в горной разнотравной степи, у дороги на опушке леса, на лесной тропинке. № 0705, 1905, 2005, 2405, 2605, 3005, 3405, 2106, 2706, 3206. Образует чистые дерновинки или с примесью *Amblystegium serpens.*

Haplohymenium triste (Ces.) Kindb. — **6.** На камнях в березняке на крутом каменистом склоне и на выходах коренных пород. № 06807, 08907. Растет небольшими дерновинками рядом с *Anomodon minor* subsp. *integerrimus.*

Hedwigia ciliata (Hedw.) P. Beauv. — **1—7.** Одии из самых распространенных видов на территории парка. Растет на камнях и валунах в разных типах леса, в степных сообществах, на выходах коренных пород, на скалах. Образует чистые дерновинки и с примесью других мхов. Со спорофитами. № 0305, 1705, 2605, 1006, 1506, 4006.

Helodium blandowii (F.Weber et D.Mohr) Warnst. — **1.** В зарослях ивняка, на осоково-пушицевом болоте и в сыром ернике. Растет вместе с *Aulacomnium palustre, Climacium dendroides, Campylium stellatum.* № 1205, 1505, 0606.

H. paludosum (Austin) Broth. — **1.** В разнотравном лиственничнике на склоне овражка. № 1105.

Homalia trichomanoides (Hedw.) Bruch et al. — **6.** На скалах у водопада на ручье Аршан, на замшелых камнях на каменистом склоне, на выходах гранитов в сме-

шанном лесу на склоне. Образует покрытия вместе с *Hypnum cupressiforme, Eurhynchiastrum pulchellum.* № 08307, 08507, 08707.

Hygroamblystegium humile (P. Beauv.) Vanderp., Goffinet et Hedenaes (*Leptodictyum kochii* (Bruch et al.) Warnst.) — **3.** У дороги на опушке березового леса. № 2405.

Hygrohypnum ochraceum (Turner ex Wilson) Loeske — **1,3—6.** На камнях у воды и в воде, по берегам и в руслах ручьев. Очень распространенный вид с узкой экологической амплитудой. № 1005, 2505, 2805, 3005, 3605, 0106, 0406, 0706, 2106, 3406, 08807.

Hygrohypnum polare (Lindb.) Loeske. — **4,6.** В моховых группировках на камнях по берегам и в русле ручьев. № 3005, 3605, 0106.

H. polare (Lindb.) Broth. fo. *falcatum* Broth. — **4,6.** Образует покрытия на камнях по берегам и в руслах ручьев. Характеризуется отчетливо серповидно согнутыми листьями. Иногда растет вместе с типичной формой. № 3005, 3605, 0106, 0706, 3406, 07007.

Hylocomium splendens (Hedw.) Bruch et al. — **1,6.** В разнотравном березняке на склоне овражка, в смешанном лесу на каменистом склоне, в моховой дернине на выходах коренных пород. № 1105, 3506, 08707.

Hypnum cupressiforme Hedw. — **4,6.** На камнях и валунах в лиственничных лесах, на каменистых россыпях, на задернованных скалах. Довольно распространенный вид, в подходящих условиях может быть доминантом в моховом покрове, образуя обширные чистые покрытия, иногда с примесью *Abietinella abietina, Hedwigia ciliata.* № 3405, 1006, 2806, 3506, 06807, 07507, 08507.

Isopterygiopsis muelleriana (Schimp.) Z. Iwats. — **4,6.** На камнях в лиственничнике в верхнем лесном поясе и в смешанном лесу на каменистом склоне, на замоховелых скальных выходах. Образует мелкие группировки или растет в примеси. № 3405, 1106, 07607, 07707, 08207, 08707 (Афонина, 2007).

I. pulchella (Hedw.) Z. Iwats. (*Isopterygium pulchellum* (Hedw.) A. Jaeger) — **4,6.** На развалах курумов в лиственничниках, на влажных скалах и камнях, в нишах под корнями деревьев. Чаще растет как примесь в смешанных дерновинках, реже образует чистые группировки. № 0506, 2806, 3006, 3506.

Iwatsukiella leucotricha (Mitt.) W. R. Buck et H.A.Crum (*Habrodon leucotrichus* (Mitt.) Perss.) — **6.** На камнях в верхнем лесном поясе в багульниковом лиственничнике. № 3405.

Leptobryum pyriforme (Hedw.) Wilson — **3—5.** На камнях в пойменном березовом лесу, в лиственничнике, нв днище распадка в горелом лиственничнике, в осоково-разнотравной группировке по берегу водоема. Со спорофитами. № 2005, 2705, 0306, 0406.

Leptodictyum riparium (Hedw.) Warnst. — **2.** На камнях по берегу р. Иля, среди *Rhynchostegium riparioides.* № 1706.

Leptodontium flexifolium (Dicks.) Hampe — **3,4,6,7.** На камнях и валежнике в смешанном лесу, на курумах в лиственничнике, на каменистых россыпях, на останцах, на валунах по берегам ручьев. Обычно растет в примеси среди *Camylidium sommerfeltii, Dicranum flagellare, Fabronia ciliaris, Platygyrium repens, Stereodon pallescens,* № 3205, 3705, 0506, 1006, 2206, 3806, 4006, 07507, 08207, 08707, 08907. Вид включен в Красную книгу Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (2002), но последние исследования показали, что он имеет довольно широкое распространение в Забайкалье.

Leptopterigynandrum austro-alpinum Muell. Hal. — **7.** На вертикальной поверхности скалы, в примеси к *Leptodontium flexifolium.* № 4006. Впервые для Забай-

кальского края (Читинской области) этот вид приводится из окр. пос. Улеты (Бардунов, Дударева, Будаева, 2004).

Lindbergia brachyptera (Mitt.) Kindb. — **3.** На каменной глыбе в лиственничном лесу, в дерновинке вместе с *Fabronia ciliaris*. № 2206. Редкий вид, включен в Красную книгу Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа (2002).

Meesia triquetra (Jolycl..) Aongstr. — **1.** На осоково-пушицевом болоте, растет вместе с *Drepanocladus sendtneri*. № 1505.

Mnium lycopodioides Schwaegr. — **6.** На задернованных валунах в смешанном лесу на крутом каменистом склоне. № 3506.

M. marginatum (Dicks.) P. Beauv. — **6.** На валежнике в смешанном лесу, на почве по берегу ручья. № 3106, 08807.

M. thomsonii Schimp. (*M. orthorrhynchum* Muell. Hal.) — **1,6.** На камнях по берегу реки, на береговых обрывах водотоков, на камнях и в нише под корнями в лиственничнике в верхнем лесном поясе, на береговом склоне с нарушенным растительным покровом. Образует плотные крупные дерновинки. №№ 0405, 3305, 3405, 06907, 07107, 09007.

Myurella julacea (Schwaegr.) Bruch et al. — **6.** На обрывистом берегу водотока, на валежнике в смешанном лесу, в нише под корнями деревьев на берегу ручья, на крупных задернованных валунах. Образует чистые дерновинки или растет вместе с *Pohlia cruda, Saelania glaucescens*. № 3305, 3705, 3006, 08607.

Myuroclada maximowiczii (G.G.Borshch.) Steere et W. B. Schofield — **3,6.** На скальных выходах, на камнях и в нишах среди камней в верхнем лесном поясе, на камнях и в нишах под корнями деревьев по берегам ручьев. Образует чистые дерновинки или растет вместе с *Anomodon minor* subsp. *integerrimus, Entodon schleicheri, Oxystegus tenuirostris, Plagiomnium cuspidatum*. № 2005, 2405, 3405, 3006, 3306, 3506, 09007.

Neckera pennata Hedw. — **3,4,6.** В лиственничнике в верхнем лесном поясе в нишах между курумами, на замоховелых валунах, на скальных выходах в глубоких трещинах. Со спорофитами. Образует чистые дерновинки с незначительной примесью *Cynodontium asperifolium, Pseudoleskeella papillosa, Trachycystis ussuriensis*. № 0506, 2206, 2906, 3506, 07207, 08107.

Oncophorus virens (Hedw.) Brid. — **4—6.** В моховых группировках и ивняковых зарослях по берегам ручьев, на камнях на берегах и в руслах ручьев, на валежнике в смешанном лесу. Образует чистые покрытия или с примесью *Didymodon zanderi*. Со спорофитами. Довольно распространенный вид на территории парка. № 2805, 3605, 3705, 0206, 0706, 3006, 3406, 07107.

O. wahlenbergii Brid. — **1,6.** В основании стволов деревьев и на гнилом стволе березы в лиственничнике березовом, на валунах в редкостойном лиственничнике. Со сиорофитами. № 0705, 0805, 0905, 3105, 07707.

Orthotrichum obtusifolium Brid. (*Stroemia obtusifolia* (Brid.) I. Hagen) — **3,6.** На каменной глыбе в лиственничнике, на стволе тополя в пойменном смешанном лесу, на скальных выходах. № 2206.

O. sordidum* Sull. et Lesq. — **6. На валежнике в лесу, на камнях по ручью. Со спорофитами. № 3705, 3406.

O. speciosum Nees — **1,6.** На стволе поваленной лиственницы в березовом лиственничнике, на валежнике в смешанном лесу. Со спорофитами. №№ 0805, 3106.

Oxystegus tenuirostris (Hook. et Taylor) A. J. E. Sm. — **1—4,6,7.** На каменных глыбах в пойменном лесу, на замшелых береговых обрывах, на камнях на каменистых россыпях и по берегам ручьев, на скальных выходах. Образует смешанные дерновинки вместе с *Amblystegium serpens, Cnestrum schisti, Myuroclada maximo-*

wiczii, Plagiomnium acutum, Pylaisia polyantha. № 0506, 2005, 3205, 3405, 1006, 2206, 2906, 4006, 07607, 08007, 08307.

Paludella squarrosa (Hedw.) Brid. — **4.** Падь Бальцы, сырой моховой ерник с багульником. № 0606.

Paraleucobryum longifolium (Hedw.) Loeske — **4,6.** В верхнем лесном поясе на камнях в лиственничнике, в нижнем лесном поясе на камнях и валежнике в смешанном лесу, на замшелых курумах. Образует небольшие группировки и растет в моховых дерновинках вместе с *Dicranum fragilifolium, D. spadiceum, Plagiothecium denticulatum, Stereodon holmenii.* № 3405, 3505, 3705, 1006, 1106, 2706, 01107, 07707.

Philonotis caespitosa* Jur. — **2. На камнях по берегу р. Иля. № 1406, 1706.

P. fontana (Hedw.) Brid. — **1,2.** На камнях по берегу реки. № 0405, 1505.

Plagiomnium acutum (Lindb.) T. J. Kop. (*Mnium trichomanes* Mitt.) — **1,2,4—6.** На камнях и на почве по берегам ручьев и на р. Иля, на валунах в лиственничнике и смешанном лесу, на скальных выходах. № 0405, 2805, 0306, 1006, 1706, 3006, 08407.

P. confertidens (Lindb. et Arnell) T. J. Kop. (*Mnium confertidens* (Lindb. et Arnell) Kindb). — **6.** На задернованных валунах в смешанном лесу на крутом каменистом склоне, в смешанной дерновинке вместе со *Stereodon plicatulus.* № 3506.

P. cuspidatum (Hedw.) T. J. Kop. — **1,3,5,6.** В зарослях ивняка и спиреи по ложбине стока, в моховом сообществе по берегу ручья, на камнях и в основании стволов деревьев в смешанном лесу, на скалах. Образует дерновинки вместе с *Entodon schleicheri, Myuroclada maximowiczii.* № 1205, 2005, 2805, 3105, 3405, 2606, 3506.

P. ellipticum (Brid.) T. J. Kop. (*Mnium rugicum* Laur.) — **1,4,6.** На осоково-пушицевом болоте, в моховой группировке по берегу водотока, в прибрежном ивняке, в осиново-березовом лесу по берегу ручья, на камнях и валежнике в смешанном лесу. № 1505, 3005, 3505, 0706, 3106, 07007.

P. medium (Bruch et al.) T. J. Kop. (*Mnium medium* Bruch et al.) — **6.** На валежнике в смешанном лесу, в моховом сообществе по берегу ручья. Со спорофитами. № 3705, 08807.

Plagiothecium denticulatum (Hedw.) Bruch et al. — **4,6.** На камнях в лиственничнике на крутом каменистом склоне и в смешанном лесу, на выходах коренных пород. Со спорофитами. Образует чистые дерновинки и растет вместе с *Eurhynchiastrum pulchellum, Sanionia uncinata, Stereodon plicatulus.* № 0506, 1106, 3506, 08607, 08707.

P. laetum Bruch et al. — **4,6.** На камнях и в нишах среди камней в багульниковом лиственничнике, в мохово-лишайниковых сообществах среди развалов курумов, на валунах и выходах коренных пород. Часто растет вместе с *Hypnum cupressiforme, Pohlia nutans.* № 3405, 0506, 1006, 07207, 08707.

Platydictya jungermannioides* (Brid.) H.A.Crum — **6. В нише под корнями дерева на склоне к ручью, вместе с *Isopterygiopsis pulchella.* № 3006.

Platygyrium repens (Brid.) Bruch et al. — **1—7.** Очень распространенный вид, растет в основании стволов деревьев, на валежнике, камнях, скалах. № 0305, 0705, 0905, 2005, 2605, 3005, 3205, 3705, 0306, 1006, 1506, 2006, 2906, 2007, 07507.

Pleurozium schreberi (Brid.) Mitt. — **6.** В разнотравном лиственничнике, смешанном лесу. Образует дерновинки вместе с *Dicranum polysetum.* № 3405, 3106.

Podperaea krylovii (Podp.) Z. Iwats. et Glime (*Campylium krylovii* (Podp.) Laz.) — **4.** Падь Бальцы, на гнилушке на берегу ручья. Со спорофитами. Образует довольно крупную дерновинку с примесью *Oncophorus virens.* № 0806. Восточно-

азиатский вид, ареал которого охватывает Южную Сибирь, российский Дальний Восток, северную Японию (Хоккайдо), северное побережье Китая (Ignatov, Ando, Ignatova, 1996).

Pogonatum urnigerum (Hedw.) P. Beauv. — **6.** На камнях и выворотах корней в смешанном лесу, на обочине дороги, на галечнике у ручья. № 3205, 02007.

Pohlia cruda (Hedw.) Lindb. — **1—7.** Распространенный вид на территории парка. На камнях, на валежнике и выворотах корней в лиственничниках и в смешанном лесу, в трещинах и нишах скал, под корнями на береговых обрывах. Со спорофитами. № 3405, 3705, 0306, 0406, 2806, 3006, 08307.

P. elongata* Hedw. — **6. Береговой склон с нарушенным растительным покровом. Со спорофитами. № 09007.

P. longicollis (Hedw.) Lindb. — **6.** На скальных выходах по берегу ручья Аршан, на выходах коренных пород и на камнях в смешанном лесу. Со спорофитами. № 07607, 08207, 08607, 08707.

P. nutans (Hedw.) Lindb. — **6.** На задернованных береговых обрывах, в нишах под корнями деревьев, на камнях и валежнике в лиственничнике и смешанном лесу. Со спорофитами. № 3405, 3705, 08207.

P. wahlenbergii* (F.Weber et D.Mohr) A. L. Andrews — **3,4. На каменных глыбах по берегу ручья, в ивняке вдоль ручья. Образует дерновинки с *Philonotis fontana*. № 2005, 0706.

Polytrichastrum alpinum (Hedw.) G. L. Sm. (*Polytrichum alpinum* Hedw.) — **6.** На камнях и валежнике в лиственничниках и смешанных лесах, в моховых сообществах на выходах коренных пород. № 3405, 3106, 3506, 08707.

P. longisetum (Sw. ex Brid.) G. L. Sm. (*Polytrichum gracile* Dicks.) — **1.** В лиственничном лесу по берегу реки, 16 VII 05.

Polytrichum commune Hedw. — **6.** На камнях в смешанном лесу. Образует дерновинки вместе с *Aulacomnium turgidum, Rhytidium rugosum*. № 3505.

P. juniperinum Hedw. — **1,4,7.** В пойменном лиственничнике на каменных медальонах, в разнотравном березняке, на задернованных останцах. № 0305, 1105, 0506, 4006.

P. strictum Brid. — **4,6.** На валежнике в смешанном лесу, на валунах в лиственничнике, в мохово-лишайниковой группировке на развалах курумов. № 3705, 1006, 07207.

Pseudobryum cinclidioides (Huebener) T. J. Kop. (*Mnium cinclidioides* Huebener) — **1,4.** В ивняках по ложбине стока и по берегу ручья. № 1205, 0706.

Pseudoleskeella nervosa (Brid.) Nyholm (*Leskeella nervosa* (Brid.) Loeske) — **6.** На камнях по берегу ручья. № 3406.

P. papillosa (Lindb.) Kindb. (*Heterocladium papillosum* (Lindb.) Lindb.) — **3,6.** На валунах в лиственничнике и в смешанном лесу. Растет как примесь среди *Didymodon zanderi, Neckera pennata*. № 2206, 2906, 08707.

P. rupestris* (Berggr.) Hedenaes et L.Soederstr. (*P. nervosa* var. *rupestris* (Berggr.) Nyholm) — **6. На влажных скалах. № 2806.

P. tectorum (Funck ex Brid.) Kindb. ex Broth. — **6.** В основании стволов деревьев и на камнях в смешанном лесу. № 3105, 08607.

Ptilium crista-castrensis (Hedw.) De Not. — **1,6,7.** На почве и валежнике в разнотравном березняке и смешанных лесах, на задернованных валунах в лиственничниках, в мохово-лишайниковых сообществах на развалах курумов. № 1105, 3405, 3705, 07207, 07707.

Ptychomitrium sinense (Mitt.) A. Jaeger — **3.** На каменной глыбе в лиственничнике. Со спорофитами. № 2206. Согласно А. Л. Абрамовой и И. И. Абрамо-

ву (1980), это типичный восточноазиатский вид. На территории России он известен в Южном Приморье, где является нередким видом (Бардунов, Черданцева, 1982), в Даурии (Бардунов, 1969), самые западные находки отмечены на Алтае ((Ignatov, 1994).

Pylaisia polyantha (Hedw.) Bruch et al. — **1,3,6.** В основании стволов и на валежнике в лиственничниках и смешанных лесах, на скальных выходах. Со спорофитами. № 0705, 0805, 1205, 2005.

Rhabdoweisia crispata (Dicks. ex With.) Lindb. (*R. kusenevae* Broth.) — **5,7.** На валунах в березовом лесу, на останцах. Со спорофитами. № 2605, 4006.

Rhodobryum roseum (Hedw.) Limpr. — **1.** В разнотравном березняке на склоне овражка, в незначительной примеси среди *Helodium paludosum.* № 1105.

Rhynchostegium riparioides (Hedw.) Cardot (*Platyhypnidium riparioides* (Hedw.) Dixon) — **6.** На камнях по берегу реки и под водопадом. № 3006, 1706 (Афонина, 2007).

Rhytidium rugosum (Hedw.) Kindb. — **1—7.** Довольно обычный вид на территории парка, растет преимущественно в сухих открытых местообитаниях — на камнях и на почве в сухих лесах, на каменистых склонах, на скалах. № 0305, 3505, 0506, 3506.

Saelania glaucescens (Hedw.) Broth. — **6.** В нишах под корнями деревьев по берегу ручья, на камнях в лесу, в нишах на скалах и каменистых россыпях. Со спорофитами. Часто растет вместе с *Bartramia pomiformis, Encalypta ciliata, Myurella julacea, Pohlia cruda.* № 3006, 3305, 3506, 08107, 08307.

Sanionia uncinata (Hedw.) Loeske — **6.** В лесу на почве и в основании стволов деревьев. №№ 3105, 0306.

Schistidium agassizii* Sull. et Lesq. — **1. На камнях по берегу р. Иля. Со спорофитами. № 0405.

S. apocarpum (Hedw.) Bruch et al. subsp. *apocarpum* — **6.** На камнях в смешанном лесу. Со спорофитами. № 3205.

S. apocarpum (Hedw.) Bruch et al. subsp. *canadense* (Dupret) H. H. Blom ex B. H. Allen et Pursell — **5,6.** На камнях в лиственничниках, на валунах по берегам и в руслах ручьев. Со спорофитами. № 3005, 3405, 3406, 06907, 07007, 07407. Впервые для России, в том числе и для Забайкалья, указывается H. H. Blom et al. (2006).

S. papillosum Culm. — **6.** На камнях в лиственничниках, на выходах коренных пород на склоне южной экспозиции. Со спорофитами. № 3405, 08707 (Афонина, 2007).

S. platyphyllum* (Mitt.) Perss. (*S. rivulare* subsp. *latifolium* (J.E.Zetterst.) B.Bremer) — **6. На камнях по берегу ручья. Со спорофитами. № 08807.

S. rivulare (Brid.) Podp. — **1,6.** В нижнем и верхнем лесном поясах на камнях и в моховых дерновинках по берегам ручьев. Со спорофитами. № 1005, 3005, 3405.

Sciuro-hypnum glaciale (Bruch et al.) Ignatov et Huttunen (*Brachythecium glaciale* Bruch et al.) — **6.** В моховых сообществах и на камнях по берегу ручья, на камнях и валежнике в смешанном лесу. Со спорофитами. № 3005, 3205, 3705, 08807.

S. plumosum (Hedw.) Ignatov et Huttunen (*Brachythecium plumosum* (Hedw.) Bruch et al.) — **6.** На камнях и скальных выходах по берегам ручьев, на задернованных береговых обрывах. № 3605, 0106, 06907, 07107, 07607.

Sphagnum angustifolium (C. E. O. Jensen ex Russow) C. E. O. Jensen — **4.** Падь Бальцы, сырой моховой ерник с багульником. № 0606.

S. squarrosum Crome — **4.** Падь Бальцы, в сыром моховом ернике. Образует крупные дерновины с примесью *Sanionia uncinata.* № 0706.

S. teres (Schimp.) Aongstr. — **4,6.** Падь Бальцы, в сыром моховом ернике с багульником, в густом ивняке вдоль русла ручья и в тополево-лиственничном лесу по берегу ручья Ужбогое. Образует крупные чистые дерновины. № 0606, 0706.

Stereodon holmenii* (Ando) Ignatov et Ignatova (*Hypnum holmenii* Ando) — **6. На задернованных валунах и выходах коренных пород в смешанном лесу. Со спорофитами. № 3506, 08707.

S. pallescens (Hedw.) Mitt. (*Hypnum pallescens* (Hedw.) P. Beauv.) — **4,6.** На валежнике в смешанном лесу, на валунах и в основании стволов деревьев в лиственничниках. Образует чистые дерновинки или с примесью *Dicranum fragilifolium, Eurhynchiastrum pulchellum, Leptodontium flexifolium.* Со спорофитами. №№ 3705, 1006, 07707.

S. plicatulus* Lindb. — **1,4,6. В разнотравном березняке на склоне овражка, на камнях, курумах и валежнике в лиственничниках, на валунах по берегу ручья и на тропе близ ручья Аршан. №№ 1105, 3405, 0506,1006, 1106, 2906, 3506, 07707, 08707.

Straminergon stramineum (Dicks. ex Brid.) Hedenaes (*Calliergon stramineum* (Dicks. ex Brid.) Kindb.) — **4.** Падь Бальцы, в сыром багульниково-моховом ернике, в густом ивняке по ручью. Образует дерновинки вместе с *Pseudobryum cinclidioides.* № 0606, 0706.

Struckia enervis (Broth.) Ignatov, T. J. Kop. et D. G. Long (*Cephalocladium zerovii* Laz.) — **4,6.** На развалах курумов на крутом каменистом склоне в лиственничнике, на выходах горных пород. № 0506, 08107.

Syntrichia laevipila Brid. (*Tortula pogorum* (Milde) De Not.) — **6,7.** На скалах, выходах коренных пород, на камнях в березняке на крутом каменистом склоне. Образует чистые дерновинки или с примесью *Fabronia ciliaris.* № 4006, 06807, 08107.

S. ruralis (Hedw.) F. Weber et D. Mohr (*Tortula ruralis* (Hedw.) P. Gaertn., B. Mey. et Scherb.) — **6.** На выходах коренных пород. № 08907.

S. sinensis (Muell. Hal.) Ochyra (*Torula sinensis* (Muell.Hal.) Broth.) — **2,3.** На камнях на крутом каменистом степном склоне, на валунах в основании каменистого склона и в лиственничнике. № 1506, 1606, 2206.

Tetraphis pellucida Hedw. — **4**. Падь Бальцы, на валежнике в рододендроновом лиственничнике, вместе с *Dicranum fragilifolium*, *Brothera leana, Plagiothecium laetum.* Со спорофитами. № 0906.

Tetraplodon angustatus (Hedw.) Bruch et al. — **6.** В рододендроновом лиственничнике на склоне, 22 07 2007, s. n.

T. mnioides (Hedw.) Bruch et al. — **3.** На каменной глыбе в пойменном березняке. № 2005.

Thuidium assimile (Mitt.) A. Jaeger (*T. philibertii* Limpr.) — **1,6.** На почве в разнотравном березняке, на валежнике и камнях в смешанном лесу, на задернованных выходах гранитов. Образует чистые покрытия. № 1105, 3705, 3506, 08707.

Timmiella anomala (Bruch et Schimp.) Limpr. — **7.** На останцах. № 4006.

Tomentypnum nitens (Hedw.) Loeske — **1.** В разнотравном березняке на склоне овражка и в ернике в небольшой ложбинке. № 1105, 1405.

Tortella alpicola Dixon — **6.** На камнях под водопадом у ручья Аршан. В смешанной дерновинке среди *Didymodon zanderi.* № 3006.

T. tortuosa* (Hedw.) Limpr. — **7. На останцах. Небольшая группировка, пострадавшая от пожара. № 4006.

Tortula acaulon (With.) R. H. Zander (*Phascum cuspidatum* Hedw.) — **3.** Основание степного склона сопки с выходами каменных глыб, в трещинах. Со спорофитами. № 1805 (Афонина, 2007).

T. laureri* (Schultz) Lindb. (*Desmatodon laureri* (Schultz) Bruch et el.) — **6. Скальные выходы по берегу ручья Убжогое. Образует крупную чистую дерновинку. Со спорофитами. № 08307.

T. mucronifolia Schwaegr. — **1,6.** Сухое русло ручья Аршан, на береговом обрыве, s.n. и в разнотравной луговой степи, № 1305.

Trachycystis ussuriensis (Maack et Regel) T. J. Kop. (*Mnium immarginatum* Broth.) — **6.** На влажных скальных обнажениях и на задернованных скальных выходах. Образует небольшие, почти чистые дерновинки с небольшой примесью *Hypnum cupressiforme* и *Oxystegus tenuirostris*. № 2806, 08007, 08107.

Trichostomum crispulum* Bruch — **1,3,7. В разнотравной степи на склоне террасы, на каменных глыбах в пойменном березовом лесу, на останцах: № 0105, 2005, 4006.

Ulota curvifolia (Wahlenb.) Lilj. — **4,6,7.** На камнях и в нишах между камнями в лиственничниках в верхнем лесном поясе. Со спорофитами. № 3405, 1106, 07707.

Warnstorfia exannulata (Bruch et al.) Loeske (*Drepanocladus exannulatus* (Bruch et al.) Warnst.) — **4.** В сыром багульниково-моховом ернике и в густом ивняке вдоль ручья. № 0606, 0706.

W. fluitans (Hedw.) Loeske (*Drepanocladus fluitans* (Hedw.) Warnst.) — **4.** В сыром багульниково-моховом ернике. № 0606.

Weissia brachycarpa (Nees et Hornsch.) Jur. (*Hymenostomum microstomum* (Hedw.) R. Br. ex Nees et Hornsch.) — **3.** На каменной глыбе в лиственничнике. Со спорофитами. № 1905.

Zigodon sibiricus* Ignatov, Ignatova, Z. Iwats. et B. C. Tan — **5,6. На валуне в березняке в небольшой примеси среди *Brachythecium* sp., *Fabronia ciliaris, Hedwigia ciliata*, s. n. и на камнях в березняке на крутом каменистом склоне. № 06807. В собранном образце все растения без спорофитов, очень мелкие, 2—3 мм выс., клетки пластинки листа 7.5—10 мкм, выводковые тела в основном 4-клеточные, 65—87 × 25—30 мкм, обильно развиты на дорсальной стороне пластинки листа. Алханайский материал идентифицирован как *Zigodon sibiricus*. Этот вид описан из Хабаровского края (р. Бурея) (Ignatov et al., 1999), и он очень близок к *Z. rupestris* Schimp. ex Lorentz, от которого отличается наличием простого перистома; у *Z. rupestris* перистом отсутствует или сильно редуцирован. Таким образом, разделение этих двух видов без спорофитов практически невозможно. В данном случае определение алханайского материала основывается на данных о распространении *Z. sibiricus*. Согласно авторам, описавшим этот вид, он широко распространен в Южной Сибири и на юге российского Дальнего Востока.

В настоящее время для национального парка «Алханай» известно 203 вида и 5 внутривидовых таксонов мхов; один образец, содержащий *Dicranella* sp., не удалось определить до вида из-за отсутствия спорофитов. 33 видов являются новыми для Забайкальского края.

В ходе проведенных исследований было выявлено, что наиболее обедненными в бриологическом отношении являются ксерофитные степные сообщества, занимающие главным образом крутые каменисто-щебнистые склоны южной экспозиции. Мхи здесь растут в основном на отдельно лежащих камнях — *Abietinella abietina, Eurohypnum leptothallum, Fabronia ciliaris, Grimmia longirostris, G. pilifera, Hedwigia ciliata, Tortula acaulon, Trichostomum crispulum*, а на открытых незадернованных участках грунта иногда образуют мелкие группировки *Barbula convoluta,*

Bryoerythrophyllum recurvirostrum, Bryum argenteum, Encalypta ciliata, Haplocladium angustifolium.

В нижнем лесном поясе в сухих березовых и лиственничных лесах и сосняках моховой покров развит довольно слабо. В этих лесах мхи в основном приурочены к основаниям стволов деревьев или растут на камнях. Наиболее характерными видами являются *Abietinella abietina, Haplocladium angustifolium, Platygyrium repens, Pylaisia polyantha, Rhytidium rugosum, Sanionia uncinata*; на валежнике и гнилых пнях встречаются *Brothera leana, Campylidium sommerfeltii, Cynodontium asperifolium, Dicranum flagellare, D. montanum, Oncophorus wahlenbergii, Stereodon pallescens, Tetraphis pellucida.* В разнотравных смешанных лесах, приуроченных к небольшим распадкам и нижним частям склонов, где условия увлажнения более благоприятные, моховой покров хорошо развит и образован такими видами, как *Aulacomnium palustre* var. *imbricatum, Dicranum polysetum, D. undulatum, Eurhynchiastrum pulchellum, Hylocomium splendens, Pleurozium schreberi, Ptilium crista-castrensis, Rhodobryum roseum, Rhytidium rugosum*; на камнях были отмечены *Fabronia ciliaris, Grimmia longirostris, G. pilifera, Leptodontium flexifolium, Platygyrium repens,* а в основании стволов деревьев — *Haplocladium angustifolium, Pylaisia polyantha, Stereodon pallescens.* В лиственничных лесах с примесью сосны и березы на крутых каменистых склонах северной экспозиции мхи образуют мощный покров, который закрывает камни и почву; встречающиеся останцы на таких склонах также покрыты густыми моховыми дернинами. Характерными видами здесь являются *Bartramia pomiformis, Dicranum bonjeanii, Entodon schleicheri, Homalia trichomanoides, Hypnum cupressiforme, Mnium lycopodioides, Myuroclada maximowiczii, Plagiomnium acutum, Plagiothecium denticulatum, Polytrichastrum alpinum, Stereodon plicatulus, Thuidium assimile* и др.

В верхнем лесном поясе в кедрово-лиственничных и лиственнично-кедровых лесах моховой покров носит фрагментарный характер и образован в основном дикрановыми мхами (*Dicranum acutifolium, D. montanum, D. polysetum*), а также здесь часто встречаются *Hypnum cupressiforme, Grimmia jacutica, Paraleucobryum longifolium, Plagiothecium laetum, Ulota curvifolia* и др. Выше лесного пояса на горе Алханай представлены сообщества кедрового стланика с рододендроном, которые чередуются с россыпями курумов, а на самой вершине горы господствуют каменистые мохово-лишайниковые тундры. Мхи здесь поселяются на камнях — *Andreaea rupestris* var. *papillosa, Grimmia jacutica, G. longirostris, Ulota curvifolia* — и заполняют ниши между камнями, образуя пышные дерновины: *Dicranum elongatum, D. flexicaule, D. spadiceum* var. *subscabrifolium, Hypnum cupressiforme, Isopterygiopsis muelleriana, Myuroclada maximowiczii, Neckera pennata, Plagiothecium laetum, Saelania glaucescens* и др. В небольшой депрессии с водой была встречена чистая группировка из *Dichelyma falcatum.*

Сырые сообщества из ерника и кустарниковых ив приурочены к днищам распадков и берегам ручьев. Основными доминантами мохового покрова в них являются *Bryum pseudotriquetrum, Calliergon giganteum, Oncophorus virens, Paludella squarrosa*; вместе с ними встречаются также *Climacium dendroides, Dicranum elongatum, Drepanocladus sendtneri, Helodium blandowii, Plagiomnium ellipticum, Pseudobryum cinclidioides, Sphagnum squarrosum, S. teres.* В понижениях в пойме р. Иля и в днищах распадков встречаются заболоченные участки с осоково-пушицево-моховыми сообществами, моховой покров в которых образуют *Bryum pseudotriquetrum, Calliergon giganteum, Calliergonella cuspidata, Campylium stellatum, Cratoneuron filicinum, Drepanocladus polycarpos, Helodium blandowii.*

По берегам рек и ручьев часто развиваются моховые сообщества из *Brachythecium rivulare, Bryum pseudotriquetrum, Calliergon giganteum, Calliergonella lindbergii, Climacium dendroides, Cratoneuron filicinum, Drepanocladus sendtneri, Meesia triquetra, Plagiomnium ellipticum.* Непосредственно в воде растут, образуя чистые группировки, *Hygrohypnum ochraceum, Fontinalis antipyretica, Leptodictyum riparium, Rhynchostegium riparioides.* Камни и валуны по берегам и в русле рек и ручьев являются спецпфическим типом местообитаний для мхов, обычно в их обрастании принимают участие такие виды, как *Cratoneuron filicinum, Didymodon zanderi, Hygrohypnum ochraceum, H. polare, Oncophorus virens, Philonotis fontana, Schistidium apocarpum* subsp. *canadense, Sciuro-hypnum plumosum,* часто с примесью *Bryum capillare, B. creberrimum, B. cyclophyllum, B. pallens, B. uliginosum.* Довольно разнообразный состав имеют моховые сообщества, развивающиеся на береговых некаменистых обрывах, здесь мхи поселяются на незадернованных участках, в нишах под корнями деревьев и кустарников, под обрывами дерновин. Наиболее характерными видами таких местообитаний являются *Amblystegium serpens, Campylidium sommerfeltii, Bryoerythrophyllum ferruginascens, B. recurvirostrum, Distichium capillaceum, Ditrichum cylindricum, Encalypta ciliata, Eurhynchiastrum pulchellum, Isopterygiopsis pulchella, Mnium thomsonii, Myurella jullacea, Saelania glaucescens.*

Самым высоким видовым разнообразием характеризуются моховые сообщества скальных местообитаний, где были встречены многие редкие и интересные с точки зрения бриогеографии мхи: *Aloina rigida, Brachythecium buchananii, Bryoerythrophyllum inaequalifolium, Coscinodon cribrosus, Leptopterigynandrum austro-alpinum, Lindbergia brachyptera, Pohlia longicollis, Pseudoleskeella rupestris, Ptychomitrium sinense, Struckia enervis, Syntrichia laevipila, Timmiella anomala, Tortula laureri* и др.

На нарушенных местообитаниях (тропы, обочины дорог, вывороты корней деревьев, старые кострища) обычно поселяются *Bryum argenteum, Barbula convoluta, Bryoerythrophyllum recurvirostrum, Ceratodon purpureus, Encalypta ciliata, Funaria hygrometrica, Leptobryum pyriforme.*

Специфику флоры определяет присутствие восточноазиатских (*Trachycystis ussuriensis, Plagiomnium acutum, Eurohypnum leptothallum, Podperaea krylovii, Struckia enervis*), восточноазиатско-западносевероамериканских (*Anomodon minor* subsp. *integerrimus, Iwatsukiella leucotricha, Myuroclada maximowiczii, Leptopterigynandrum austro-alpinum*), восточноазиатско-восточносевероамериканских (*Brothera leana, Grimmia pilifera, Brachythecium buchananii, Lindbergia brachyptera*) и целого ряда редких видов с дизъюнктивными ареалами (*Bryoerythrophyllum inaequalifolium, Encalypta sibirica, Tortella alpicola*) .

Благодарности

Выражаю глубокую благодарность Б. Б. Нимаеву, М. Ц. Итигиловой, И. Ч. Чимитову (Национальный парк «Алханай») и А. В. Галанину (Ботанический сад ДВО РАН) за предоставленную возможность и помощь при проведении исследований на территории парка. Я также признательна В. И. Золотову, М. С. Игнатову, Е. А. Игнатовой и Т. Н. Отнюковой за помощь в определении сложных образцов по некоторым систематическим группам.

Исследования поддержаны научной программой ДВО «Комплексные исследования бассейна реки Амур».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамова А. Л., Абрамов И. И. К пониманию *Ptychomitrium altaicum* Broth. // Новости систематики низших растений. 1980. Т. 17. С. 174—178.

Афонина О. М. Новые находки мхов в Забайкальском крае. 1 // Arctoa. 2007. Т. 16. С. 197—198.

Афонина О. М., Чернядьева И. В., Курбатова Л. Е., Кузьмина Е. Ю. Эксикаты мохообразных России и сопредельных государств. Ч. VI (№ 201—250). 2006. С. 1—16.

Афонина О. М., Чернядьева И. В., Курбатова Л. Е., Кузьмина Е. Ю. Эксикаты мохообразных России и сопредельных государств. Ч. VII (№ 251—280). 2007. С. 1—14.

Бардунов Л. В. Определитель листостебельных мхов Центральной Сибири. Л., 1969. 319 с.

Бардунов Л. В., Дударева Н. В., Будаева С. Э. Новые материалы о распространении листостебельного мха *Leptopterigynandrum austro-alpinum* C. Muell. (*Leskeaceae*) на юге Сибири // Turczaninowia. 2004. Vol. 7. N 2. P. 79—81.

Бардунов Л. В., Черданцева В. Я. Листостебельные мхи Южного Приморья. Новосибирск, 1982. 208 с.

Красная книга Читинской области и Агинского Бурятского автономного округа. Чита, 2002. С. 187—214.

Чернядьева И. В., Игнатова Е. А. Мхи природного парка «Ключевской» (Камчатка, Дальний Восток) // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 1663—1680.

Ignatov M. S. Bryophytes of Altai Mountains. I. Study area and history of its bryological exploration // Arctoa. 1994. Vol. 3. P. 13—27.

Afonina O. M., Ignatova E. A. A new species of *Didymodon* (*Pottiaceae, Musci*) from Asian Russia. Arctoa. 2007. Vol. 16. P. 133—138.

Blom H. H., Ignatova E. A., Afonina O. M. New records of *Schistidium* (*Grimmiaceae, Musci*) in Russia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 187—194.

Ignatov M. S. On the occurrence of *Barbula inaequalifolia* Tayl. (*Pottiaceae, Musci*) in Altai Mountains // Укр. бот. журн. 1992. Т. 49. № 1. С. 95—97.

Ignatov M. S., Afonina O. M, Ignatova E. A. et al. Check-list of mosses of East Eourope and North Asia // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 1—130.

Ignatov M. S., Ando H., Ignatova E. A. Bryophyte flora of Altai Mountains. VII. *Hypnaceae* and related pleurocarps with bi- or ecostate leaves // Arctoa. 1996. Vol. 6. P. 21— 112.

Ignatov M. S., Ignatova E. A., Iwatsuki Z., Tan B. C. Tow new moss taxa from the Bureya river, Russian Far East // Arctoa. 1999. Vol. 8. P. 59—68.

Ignatova E. A., Ignatov M. S. Bryoerythrophyllum ferruginascens (Stirt.) Giac. (*Pottiaceae, Musci*) in Russia // Arctoa. 2001. Vol. 10. P. 151—154.

Ignatova E., Bednarek-Ochyra H., Afonina O., Muñoz J. A new species of *Grimmia* (*Grimmiaceae, Musci*) from North-East Asia and Alaska // Arctoa. 2004. Vol. 12. P. 1—8.

SUMMARY

The results of the bryofloristical investigation in the «Alkhanai» National Park (Zabaikalie Territory, former Chita Region and Aginsk Buryat Autonomous Area) are presented. The annotated list of mosses includes 203 species and 5 intraspecific taxa, 33 species are new to the Zabaikalie Territory. General description of moss cover in different types of habitats is given.

© А. В. Степанова, А. А. Оскольский

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *BUPLEURUM* (*APIACEAE*)

A. V. STEPANOVA, A. A. OSKOLSKI.

WOOD ANATOMY OF SOME *BUPLEURUM* REPRESENTATIVES (*APIACEAE*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: stepanovabot@mail.ru; oskolski@yandex.ru
Поступила 24.01.2008
Окончательный вариант получен 03.07.2008

Исследовано анатомическое строение древесины 8 видов рода *Bupleurum*, имеющих различные жизненные формы (кустарник, полукустарник, кустарничек, растение-подушка). Полученные данные подтверждают близость *Bupleurum* к южноафриканскому роду *Heteromorpha* и близким к нему родам, лежащим у основания филогенетического древа *Apioideae*. Наличие спиральных утолщений на стенках сосудов, а также септированных волокон может рассматриваться как анцестральное состояние для *Bupleurum*. Разнообразие древесины изученных нами представителей рода по таким признакам, как длина члеников сосудов, диаметр просветов сосудов и их число на 1 мм^2, тип межсосудистой поровости и размер ее пор, величина интрузивного удлинения волокон, наличие и обилие маргинальной аксиальной паренхимы, наличие клеток аксиальной и/или лучевой паренхимы с нелигнифицированными стенками сопряжено с трансформациями жизненных форм от кустарников к кустарничкам, полукустарникам и подушкам.

Ключевые слова: древесина, анатомия, филогения, жизненные формы, кустарнички, полукустарники, растения-подушки, *Bupleurum*, *Apioideae*, *Apiaceae*, *Apiales*.

Bupleurum L. — один из самых крупных родов в сем. *Apiaceae*. Он состоит преимущественно из одно- и многолетних трав, включает также древесные и полудревесные растения. В его состав входят около 150 видов, распространенных в Европе, Северной Африке, Макаронезии и Азии. Наиболее богато род представлен в Средиземноморье. 2 вида встречаются далеко за пределами основного ареала: один — в Северной Америке, а другой — в Южной Африке.

Род *Bupleurum* достаточно четко обособлен от других родов сем. *Apiaceae*, поэтому его объем и состав не вызывают разногласий. От подавляющего большинства зонтичных виды *Bupleurum* отличаются простыми цельными листьями, нередко имеющими параллельное жилкование. Признаки строения листа использовались и для внутриродовой систематики *Bupleurum* (Козо-Полянский, 1915), которая, однако, и по сей день остается дискуссионной (Neves, Watson, 2004, и др.). Последняя и наиболее тщательная монографическая обработка рода была выполнена H. Wolff (1910). Несмотря на то что предложенная им система рода неоднократно пересматривалась (обзор: Neves, Watson, 2004), до настоящего времени она остается наиболее часто используемой внутриродовой классификацией *Bupleurum*. Филогенетический анализ ITS-последовательностей рДНК 32 видов *Bupleurum* (Neves, Watson, 2004) подтвердил монофилию рода, однако полученные в результате этого анализа схемы внутриродовых связей не согласуются ни с системой Вольфа, ни с другими системами, предложенными для него. По данным S. Neves и M. Watson, в пределах *Bupleurum* можно выделить 2 субклады: одна из них (рассматриваемая этими авторами как подрод *Penninerva* S. S. Neves et M. F. Watson) включает все виды с перистым (а также один вид с параллельным) жилкованием листа и занимает базальное положение по отношению к другой субкладе (подрод *Bupleurum*), которая объединяет остальные виды, имеющие только параллельное жилкование. Эти результаты нельзя считать окончательными: скорее всего, они будут уточнять-

ся по мере расширения списка видов и использования других маркеров. Тем не менее две крупные субклады, соответствующие подродам *Penninerva* и *Bupleurum*, имеют высокую поддержку и, с точки зрения молекулярной филогенетики, установлены достаточно надежно.

Для сем. *Apiaceae*, состоящего в основном из травянистых растений, необычен широкий спектр жизненных форм — от невысоких (до 3 м) кустарников до полукустарников, многолетних и однолетних трав, — представленный в роде *Bupleurum*. В отличие от некоторых других родов зонтичных (*Nirarathamnos* Balf.f., *Myrrhidendron* J. M. Coult. et Rose), в которых имел место переход от трав к кустарникам и небольшим деревьям (Oskolski, 2001), для *Bupleurum* кустарники скорее всего были исходной жизненной формой. Об этом свидетельствуют данные молекулярной филогенетики (Neves, Watson, 2004).

Важно отметить, что сам род *Bupleurum* представляет собой обособленную монофилетическую группу, которая отходит от основания крупной клады, соответствующей подсем. *Apioideae*, после ответвления от нее субклады, состоящей из южноафиканских кустарниковых родов *Heteromorpha* Cham. et Schltdl., *Anginon* Raf., *Polemannia* Eckl. et Zeyh. и *Glia* Sond. (Downie, Katz-Downie, 1999; Downie et al., 2001). Таким образом, кустарники в роде *Bupleurum* (а также в родах, близких к *Heteromorpha*) демонстрируют анцестральную жизненную форму *Apioideae*, крупнейшего подсемейства зонтичных, унаследованную, по-видимому, от древесных предков, близких к *Araliaceae*. По этой причине анатомическое изучение древесины *Bupleurum* представляет большой интерес для понимания путей эволюции вторичной ксилемы в порядке *Apiales*. Кроме того, значительное биоморфологическое разнообразие позволяет рассматривать *Bupleurum* как удобную модельную группу для изучения структурных аспектов трансформации жизненных форм.

Настоящая работа ставит своей целью сравнительно-анатомическое изучение 8 видов *Bupleurum*, имеющих различную жизненную форму (табл. 1). Все эти виды распространены в Средиземноморье, и лишь один из них (*B. fruticosum*) заходит в Причерноморский регион и в Закавказье. 3 изученных вида (*B. fruticosum*, *B. foliosum* Salzm. ex DC и *B. gibraltaricum*) в полном объеме представляют секцию *Co-*

ТАБЛИЦА 1

Образцы древесины, исследованные в работе

Название	Регион	Местонахождение	Коллектор, номер	Жизненная форма
Bupleurum acutifolium Boiss.	Испания	Пров. Andalucia, Sierra Bermeja, высота 1030 м над ур. м.	S. Neves 64	Низкий полукустарник с очень короткими стволиками (Wolff, 1910)
B. canescens Schourb.	Канарские острова	О-в Фуэнтевентура, пик Zarza, 860 m	O. Burchard, 298	Кустарник (Panelatti, 1959), полукустарник до 3 м выс. (Wolff, 1910)
B. dianthifolium Guss.	Эгадские острова	О-в Мареттимо, известняковые скалы	P. H. Davis 40, 158	Кустарничек (Meusel, 1978)
B. foliosum Salzm. ex DC	Марокко	Bad Berret, 1250 м над ур. м.	P. H. Davis, 54908	Кустарник до 100 см выс. (Tutin, 1968)
B. fruticescens L.	Испания	Albacete, 800 м над ур. м., известняковые скалы	P. F. Cannon, P. R. Crane, S. L. Jury, D. M. Moore, 540	Полукустарник (Meusel, 1978)

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Название	Регион	Местонахождение	Коллектор, номер	Жизненная форма
Bupleurum fruticosum L.	Франция	Корсика	Florschütz 1177	Кустарник до 250 см выс. (Tutin, 1968)
B. gibraltaricum Lam.	Испания	Пров. Murcia, Sierra de Espuna, 590—770 м над ур. м.	S. Neves 51	Кустарник до 200 см выс. (Tutin, 1968)
B. spinosum L.	Испания	Пров. Almeria, Sierra de Gador; 2100 м над ур. м.	M. F. Gardner, S. G. Knees, 4753	Растение-подушка (Meusel, 1978)

riaceae (Wolff, 1910), остальные виды относятся к подсекции *Rigidae* секции *Eubupleura*. По другой классификации (Neves, Watson, 2004), *B. fruticosum* и *B. gibraltaricum* попадают в подрод *Penninerva* (и соответственно относятся к базальной субкладе), остальные же виды — в подрод *Bupleurum*. В литературе имеются данные о структуре древесины *B. fruticosum* (Metcalfe, Chalk, 1950; Rodriguez, 1957; Schweingruber, 1990), *B. foliosum*, *B. fruticescens* L., *B. spinosum* L. (Schweingruber, 1990) и *B. dianthifolum* Guss. (Rodriguez, 1957).

Материалы и методика

Материалом для работы послужили образцы древесины *Bupleurum*, взятые с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Королевского Ботанического сада в Эдинбурге (Royal Botanic Garden, Edinburgh (E)), а также образец *B. fruticosum* (Uw 6892), полученный из коллекции древесин Института систематики растений Королевского университета Утрехта (Instituut voor Systematische Plantkunde van de Rijksuniversiteit te Utrecht (Uw)). Список изученных образцов приводится в табл. 1.

Образцы для исследования брались у основания надземных одревесневших стеблей, по возможности — в самой толстой их части. Изготовление препаратов для световой микроскопии, мацерация и измерение элементов древесины производились по общепринятой методике (Яценко-Хмелевский, 1954а). Срезы окрашивались смесью сафранина и алцианового голубого в пропорции 35 : 65 (Jansen et al., 2004). При описании использовалась терминология, рекомендованная Международной ассоциацией анатомов древесины (IAWA Commettee, 1989).

Результаты

Древесина рассеяннососудистая или с тенденцией к кольцесосудистости — *B. fruticosum* (табл. I, *1*), *B. fruticescens* (табл. I, *2*). Слои прироста выражены неотчетливо у *B. canescens* (табл. I, *3*) и отчетливо у остальных видов: их границы отмечены 3—6 рядами тонкостенных волокон (*B. canescens* (табл. I, *3*)) или маргинальной аксиальной паренхимой (образующей широкие полосы у *B. spinosum* (табл. I, *4*) и 1—3 тангентальных ряда у остальных видов), а также заметны по расположению просветов сосудов (*B. foliosum*) и различию их размеров в ранней и поздней древесине (*B. fruticosum* (табл. I, *1*), *B. fruticescens* (табл. I, *2*), *B. spinosum* (табл. I, *4*)).

ТАБЛИЦА 2

Значения количественных признаков древесины изученных видов *Bupleurum*

Признаки / Виды	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
B. acutifolium	1.8	121 ± 6.3 86—178	13.5 ± 0.76 3—23	571 484—653	248 ± 10 133—372	2.05	2.4 1.6—3.1	3.3 2.1—4.4	3.6 2.3—5.6	4
B. canescens	2.2	153 ± 5.8 100—192	14.1 ± 0.70 8—23	381 339—458	224 ± 6.2 163—292	1.47	3.5 2.4—5.4	2 1.2—3.0	2 1—2.8	7
B. dianthifolium	1.5	168±7.4 95—267	10.3 ± 0.46 5—16	333 158—527	282 ± 13.5 146—466	1.46	3.0 2.2—3.9	2 1.5—3.2	1.5 0.5—1.8	5
B. foliosum	2.6	189 ± 8.0 125—252	19.4 ± 1.28 8—35	425 345—521	276 ± 10.3 162—343	1.46	3.0 2.1—3.8	2.7 1.7—3.8	1.7 0.9—2.8	4
B. fruticescens	2.2	148 ± 6.6 76—237	15.7 ± 0.89 6—24	427 339—484	418 ± 46.0 205—806	2.81	2.8 1.6—3.6	2.5 1.4—3.9	2.3 1.7—3.6	8
B. fruticosum	7.2	276 ± 11.3 144—376	22.1 ± 0.56 8—40	232 203—290	469 ± 8.7 343—593	1.70	5.0 3.5—7.0	5.0 2.5—6.0	4.5 2.0—5.5	4
B. gibraltaricum	2.1	173 ± 8.2 62—233	18.4 ± 1.34 8—27	376 303—482	245 ± 10.5 173—321	1.41	3.5 2.2—4.8	2.5 1.1—3.7	2.1 1.2—2.8	4
B. spinosum	1.9	87 ± 4.5 59—111	11.0 ± 0.75 5—19	418 339—542	309 ± 39.8 147—751	3.52	3.0 2.2—3.8	2.57 1.4—4.3	1.3 0.9—1.9	8

Примечание. 1 — радиус образца, мм; 2 — длина члеников сосудов, мкм; 3 — тангентальный диаметр просветов сосудов, мкм; 4 — число просветов сосудов на 1 мм; 5 — длина волокон, мкм; 6 — показатель интрузивности волокон (средняя длина волокон/средняя длина члеников сосудов); 7 — вертикальный размер пор межсосудистой поровости, мкм; 8 — толщина стенок сосудов, мкм; 9 — толщина стенок волокон, мкм; 10 — максимальная ширина лучей (число рядов клеток). В верхней строке ячейки — среднее значение, в нижней — минимальное и максимальное значения признака.

Членики сосудов короткие (табл. 2), очень короткие у *B. spinosum* (средняя длина 87 мкм) и сравнительно длинные у *B. fruticosum* (средняя длина 276 мкм). Просветы сосудов очень узкие (у *B. dianthifolium* и *B. spinosum* их тангентальный диаметр не превышает 20 мкм) или более широкие (до 37 мкм в диам. у *B. gibraltaricum*), толстостенные (стенки до 6 мкм в толщ. у *B. fruticosum*). Просветы сосудов округлые, в тангентальных и косо-тангентальных цепочках (у *B. dianthifolium* также в дендритах) по 2—6 (до 12), реже одиночные (у *B. acutifolium*, *B. fruticescens* и *B. fruticosum* преимущественно одиночные, и в группах по 2—3). Перфорационные пластинки простые. Межсосудистая поровость точечная очередная (табл. II, *1*), промежуточная между очередной и лестничной, и лестничная (преобладает у *B. spinosum* (табл. II, *4*), встречается также у *B. fruticescens*); поры обычно очень мелкие (их вертикальный диаметр у большинства видов не превышает 4 мкм, и лишь у *B. fruticosum* он достигает 7 мкм (табл. 2)). На стенках сосудов имеются спиральные утолщения; как правило, они выражены отчетливее в узких сосудах.

Волокна с умеренно утолщенными и толстыми (*B. acutifolium*) или тонкими и умеренно утолщенными стенками (почти исключительно тонкостенные у *B. spinosum*). На радиальных и (реже) тангентальных стенках располагаются многочисленные очень мелкие простые поры. У *B. acutifolium, B. gibraltaricum, B. fruticosum* найдены немногочисленные септированные волокна.

Аксиальная паренхима — маргинальная, в непрерывных рядах и 2—3-рядных полосах вдоль границ слоев прироста (в широких полосах у *B. spinosum* (табл. I, *4*), отсутствует у *B. canescens* (табл. I, *3*)) и скудная вазицентрическая в виде одиночных тяжей, реже в виде неполных обкладок сосудов; состоит из веретеновидных клеток (почти исключительно из них у *B. dianthifolium*) и коротких тяжей из 2—3 клеток (до 4 клеток у *B. gibraltaricum*, *B. foliosum*, *B. fruticosum*, *B. spinosum*). Стенки клеток аксиальной паренхимы тонкие, у *B. acutifolium* и *B. dianthifolium* — не лигнифицированные.

Лучи преимущественно одно- и 2—4- рядные (до 5-рядных у *B. dianthifolium*, 7-рядных у *B. canescens* и 8-рядных у *B. fruticescens* и *B. spinosum*). Лучи состоят главным образом из лежачих и квадратных (табл. II, *1—2*), реже стоячих клеток (табл. II, *3*); у *B. acutifolium* и *B. dianthifolium* — преимущественно из стоячих и квадратных клеток. Однорядные окончания у многорядных лучей 1—2-слойные, как правило выражены не отчетливо. Неполные обкладки у многорядных лучей обычны у *B. gibraltaricum*. Стенки клеток лучей тонкие или утолщенные (*B. fruticosum*, *B. gibraltaricum*, *B. acutifolium*), лигнифицированные; клетки с тонкими нелигнифицированными стенками встречаются у *B. acutifolium*, *B. dianthifolium*, *B. fruticescens* (табл. II, *2*) и *B. spinosum* (табл. II, *4*).

Обсуждение

Анатомическое строение древесины *Bupleurum* в целом типично для древесных зонтичных. Как и для подавляющего большинства представителей *Apiaceae* и в особенности подсем. *Apioideae* (Metcalfe, Chalk, 1950; Rodriguez, 1957; Oskolski, 2001; Schweingruber, 1990), для этого рода характерны: короткие членики сосудов (их длина не превышает 400 мкм), исключительно простые перфорационные пластинки, скудная вазицентрическая аксиальная паренхима (обычно в сочетании с маргинальной), волокна преимущественно с тонкими или умеренно утолщенными стенками. Особого внимания заслуживает, однако, наличие спиральных утолщений на стенках сосудов *Bupleurum*. Среди древесных зонтичных спиральные утол-

щения были отмечены лишь у *Heteromorpha* (Metcalfe, Chalk, 1950; Rodriguez, 1957; Oskolski, 2001) и близких к ней южноафриканских родов *Anginon*, *Glia* и *Polemannia* (Оскольский, неопубл. данные), а также у *Melanoselinum* Hoffm. (Schweingruber, 1990). При этом, согласно данным молекулярной филогенетики (Downie, Katz-Downie, 1999; Downie et al., 2001), как *Bupleurum*, так и *Heteromorpha* с близкими родами образуют 2 четко обособленные монофилетические группы, отходящие от самого основания крупной клады, соответствующей *Apioideae*; *Melanoselinum* же не состоит в близком родстве с этими 2 базальными группами (Lee, Downie, 2000). Таким образом, наличие спиральных утолщений в сосудах следует рассматривать как анцестральное состояние для подсем. *Apioideae*, возврат к которому наблюдается у *Melanoselinum*.

Наряду с общим сходством в строении древесины изученные виды *Bupleurum* заметно различаются между собой по распределению сосудов на поперечном срезе (рассеяннососудистость или более или менее выраженная кольцесосудистость), длине члеников сосудов, диаметру просветов сосудов и их числу на 1 мм^2, типу межсосудистой поровости и размеру ее пор, величине интрузивного удлинения волокон, наличию и обилию маргинальной аксиальной паренхимы, а также клеток аксиальной и/или лучевой паренхимы с нелигнифицированными стенками. Различия по этим признакам сопряжены главным образом с биоморфологическими особенностями изученных видов и, как правило, не демонстрируют явных связей с их систематическим положением и филогенией (Wolff, 1910; Neves, Watson, 2004). Исключение составляет такой признак, как наличие септированных волокон. Эти клеточные элементы встречаются у *B. fruticosum* и *B. gibraltaricum* (двух видов из монофилетической группы, занимающей базальное положение по отношению к остальным кладам *Bupleurum*), а также у *B. acutifolium*, не состоящего с ними в близком родстве (Neves, Watson, 2004). Септированные волокна очень характерны для *Araliaceae*, но необычны для *Apiaceae*; они были отмечены лишь у *Heteromorpha* и *Anginon*, представителей базальной клады *Apioideae* (Oskolski, 2001; неопубл. данные авторов). Таким образом, подобно присутствию спиральных утолщений наличие септированных волокон можно трактовать как исходное состояние для *Apioideae*; в пределах *Bupleurum* они сохраняются у представителей базальной группы (подрода *Penninervia*) и исчезают в большинстве более специализированных групп.

Кроме того, наши данные позволяют подтвердить обоснованность сближения *B. fruticescens* и *B. spinosum*, которые, несмотря на различия их жизненных форм (Meusel, 1978), связаны тесным родством и даже рассматриваются некоторыми авторами (Bolòs, Vigo, 1974; цит. по Neves, Watson, 2004) как 2 подвида в составе *B. fruticescens*. Тесное родство между этими видами подтверждается и наличием у них лестничной межсосудистой поровости, высокой величиной интрузивного удлинения волокон и наличием у них широких лучей (до 8 рядов клеток). Впрочем, сходство по этим признакам может быть обусловлено не (только) филогенетическим родством, но и биоморфологическими особенностями этих двух видов: их мы рассмотрим ниже.

Как и для многих древесных растений, произрастающих в областях со средиземноморским климатом (Baas, Carlquist, 1985; Carlquist, Hoekman, 1985), для изученных видов *Bupleurum* характерны узкие и многочисленные просветы сосудов. При этом, как видно на нашем материале, крупный кустарник *B. fruticosum* имеет самые широкие и сравнительно малочисленные сосуды, в то время как у миниатюрных растений (кустарничка *B. dianthifolium*, полукустарников *B. acutifolium* и *B. fruticescens*, подушки *B. spinosum*) сосуды особенно узкие и/или многочисленные. Варьирование диаметра просветов сосудов и их числа на 1 мм^2 у растений

с разной формой роста может быть сопряжено с близостью или удаленностью зоны формирования древесины по отношению к апикальным меристемам. Известно, что градиент концентрации ауксинов, создаваемый апексами, способствует ускоренной дифференциации трахеальных элементов, подавляя растяжение их стенок и соответственно увеличение диаметра (Aloni, 1987). Впрочем, на нашем материале эта тенденция выдерживается не строго: кустарник *B. foliosum* имеет многочисленные, а *B. canescens* — сравнительно узкие просветы сосудов. Возможно, что подобные отклонения обусловлены ювенильным состоянием изученных образцов древесины.

Средняя длина члеников сосудов в древесине у большинства изученных видов *Bupleurum* варьирует в пределах от 121 до 189 мкм; этот показатель у них заметно меньше, чем у большинства древесных *Apiaceae* (Rodriguez, 1957). На их фоне выделяются, однако, подушка *B. spinosum* с исключительно короткими члениками сосудов (их средняя длина лишь 87 мкм) и самый крупный кустарник *B. fruticosum*, у которого эти элементы относительно длинные (средняя длина 276 мкм). Вероятно, укорочение члеников сосудов в пределах *Bupleurum* сопряжено с миниатюризацией растений; подобная тенденция была отмечена и в других таксонах (Carlquist, 2001; Baas et al., 1984).

Интересно, что размер пор межсосудистой поровости также коррелирует с жизненной формой: самые крупные поры (средний вертикальный размер 5.0 мкм) найдены у крупного кустарника *B. fruticosum*, самые мелкие (менее 2 мкм) — у полукустарников *B. acutifolium* и *B. fruticescens*. Обычно размер пор между сосудами рассматривается как весьма стабильный диагностический признак, не подверженный влиянию внешних факторов (IAWA Committee, 1989). Можно предположить, что в нашем случае тенденция к появлению мелких пор сопряжена с отмеченным выше уменьшением диаметра сосудов, особенно заметным у 2 полукустарников, а также у кустарничка *B. dianthifolium* и подушки *B. spinosum*. Вероятно, уменьшение размера члеников сосудов накладывает геометрические ограничения на размер пор между ними.

В составе межсосудистой поровости у *B. spinosum*, и реже у *B. fruticescens*, встречаются лестничные поры, что, как уже отмечалось выше, может свидетельствовать о близком родстве между этими видами. Обычно лестничная поровость рассматривается как исходный тип в ряду эволюционной трансформации межсосудистой поровости к супротивной и очередной (Bailey, Tupper, 1918; Frost, 1930; Яценко-Хмелевский, 1948), что подтверждено и палеонтологическими свидетельствами (Wheeler, Baas, 1991). Этот ряд, однако, отражает лишь общую тенденцию, выявленную путем статистического анализа большого массива данных; в отдельных филогенетических ветвях вполне могут наблюдаться реверсии от супротивной или очередной поровости к лестничной (Baas, Wheeler, 1996).

В нашем случае — по крайней мере у *B. spinosum* и *B. fruticescens* — лестничные поры между сосудами явно имеют вторичное происхождение; об этом свидетельствует как положение этих видов на молекулярных деревьях (Neves, Watson, 2004), так и весьма специализированные жизненные формы, характерные для них. Подобный переход от очередной к лестничной («псевдолестничной», по терминологии Карлквиста) межсосудистой поровости имел место в эволюции многих таксонов и, как правило, был сопряжен с трансформацией деревьев и кустарников в травы, суккуленты или розеточные формы (Carlquist, 1962, 2001; Stepanova et al., 2007). Причины этого перехода, однако, до сих пор неясны: несмотря на значительные успехи в изучении функциональной морфологии окаймленных пор (Holbrook, Zwieniecki, 1999) и роли цитоскелета в образовании вторичной клеточной стенки трахеальных элементов (Chaffey et al., 1999; Oda, Hasezawa, 2006), биологическое значение и ме-

ханизмы формирования межсосудистой поровости разных типов остаются темами для умозрительных построений. Принято считать (Carlquist, 1962, 2001), что очередная поровость обеспечивает бо́льшую прочность стенке членика сосуда, нежели лестничная; соответственно появление «псевдолестничной» поровости может быть сопряжено с уменьшением механической нагрузки на ксилему у травянистых растений, суккулентов и розеточных деревьев и кустарников. Никто, однако, экспериментально не оценивал ни прочность члеников сосудов с различными порами, ни, что было бы важнее, реальную значимость этого показателя для жизни растения.

Подушка *B. spinosum*, самое миниатюрное растение среди исследованных нами, характеризуется наличием широких полос маргинальной паренхимы и крупных (до 8-рядных) лучей. 6—8-рядные лучи встречаются также у *B. fruticescens* и *B. canescens*, но маргинальная паренхима у них достаточно скудная или (у *B. canescens*) не выражена вовсе. Вероятно такая паренхиматизация древесины также сопряжена с переходом от кустарников к полукустарникам и подушкам. Высокое содержание паренхимы характерно для древесины растений-подушек, относящихся и к другим таксонам (Меле, 1968).

Как уже отмечалось выше, у *B. spinosum* чаще, чем у других изученных видов, встречаются лестничные поры между сосудами. Как и в других группах растений (Меле, 1968; Carlquist, Eckhart, 1984; Carlquist, 2001), появление «псевдолестничной» поровости у этого вида сопряжено, вероятно, с паренхиматизацией стебля. Подобная тенденция особенно ярко проявляется у *Crassulaceae*, *Cactaceae* и других суккулентов, у которых лестничные поры с крупными апертурами настолько растягиваются в ширину, что иногда замыкаются в сплошное кольцо (Gibson, 1977a, 1978; Carlquist, 2001). На нее указывает и тот факт, что у представителей многих таксонов, для которых характерна точечная межсосудистая поровость, между сосудами и клетками аксиальной или лучевой паренхимы нередко встречаются и лестничные поры (Carlquist, 2001). Вероятно, лестничные поры между сосудами и клетками паренхимы позволяют увеличить площадь контактов, которые не только обеспечивают транспорт воды и ассимилятов, но и оказываются зонами интенсивного метаболизма: в них выявлена фосфатазная активность, сопряженная с расщеплением крахмала (Braun, 1970). Что касается лестничных пор между сосудами, то связь их появления с паренхиматизацией стебля остается непонятной.

Величины интрузивного удлинения волокон (табл. 2) у полукустарников *B. fruticescens* и *B. acutifolium* и особенно у подушки *B. spinosum* отчетливо выше (величина интрузивного удлинения более 2; достигает 3.52 у последнего вида), чем для остальных изученных видов (кустарников и кустарничка). Высокие значения показателя интрузивного удлинения этих видов обусловлены как короткими веретеновидными инициалями камбия, на что указывают низкие значения длины члеников сосудов (*B. acutifolium*, *B. spinosum*), так и относительно длинными волокнами (*B. fruticescens*, *B. spinosum*). По мнению Карлквиста (Carlquist, 1975), показатель интрузивного удлинения волокон возрастает в ходе эволюционной специализации древесины; в нашем случае подобный тренд вполне согласуется с данными молекулярной филогенетики (Neves, Watson, 2004). При этом усиление интрузивного роста у *B. fruticescens* и особенно у *B. spinosum* может быть сопряжено с увеличением количества паренхимы в древесине: в отличие от смежных волокон паренхимные клетки могут деформироваться растущими волокнами, не создавая препятствий для их удлинения (Süss, 1967; Süss, Müller-Stoll, 1973).

У кустарничка *B. dianthifolium*, полукустарников *B. acutifolium* и *B. fruticescens* и подушки *B. spinosum* появляются клетки лучей (а у *B. dianthifolium* и *B. acutifolium* — также клетки аксиальной паренхимы) с нелигнифицированными стенками.

К сожалению, степень лигнификации клеток лучей, как и толщина их стенок, редко отмечается в ксилотомических описаниях. Тонкостенные нелигнифицированные клетки широких лучей считаются характерным признаком травянистых растений и лиан (Jeffrey, 1917), отмечены также у некоторых кустарников (Яценко-Хмелевский, 1954б), суккулентов (Gibson, 1977a, b; 1978; Carlquist, 2001), растений-подушек (Радкевич, 1928; Меле, 1968), а также у тропических пахикаульных деревьев (Dadswell, Record, 1936). Было показано, что широкие лучи, образованные клетками с нелигиифнцированными стенками, связаны с нераспустившимися пазушными почками (Василевская, 1962; Степанова, 2005). Появление таких лучей у ряда видов *Bupleurum* может быть обусловлено присутствием у них значительного числа спящих почек, характерного для форм с укороченными междоузлиями и слабым ветвлением. Обе эти морфологические особенности характерны даже для побегов растений-подушек, подобных *B. spinosum*: как показала М. Г. Зайцева (1949), доля раскрывающихся почек у таких растений очень низка, большинство их остается в спящем состоянии.

Таким образом, полученные нами данные по анатомии древесины *Bupleurum* подтверждают близость этого таксона к базальным группам в составе *Apioideae*, таким как виды южноафриканских кустарниковых *Heteromorpha* и близкие к ней роды. Структурное разнообразие древесины у изученных нами представителей рода обусловлено главным образом трансформацией их жизненных форм от кустарников к кустарничкам, полукустарникам и подушкам. Выявленные нами таксономически значимые признаки древесины, более или менее специфичные для близких видов *B. fruticescens* и *B. spinosum*, также отчасти сопряжены с биоморфологическим своеобразием этих таксонов.

Благодарности

Авторы искренне признательны M. F. Watson (Royal Botanic Garden, Edinburgh) и B. J. H. ter Welle (Instituut voor Systematische Plantkunde van de Rijksuniversiteit te Utrecht) за помощь в получении образцов древесины *Bupleurum*.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48003).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Василевская В. К. О некоторых корреляциях в строении растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. 1962. № 19. С. 3—16.

Зайцева М. Г. О развитии формы у растений-подушек // Сообщения Таджикского филиала АН СССР. 1949. Вып. 16. С. 16—20.

Козо-Полянский Б. М. Исчисление русских видов рода *Bupleurum* L. // Тр. Импер. Ботанического сада Петра Великого. 1915. Т. 30. Вып. 2. С. 45—80.

Меле Л. С. Явление педоморфоза во вторичной древесине некоторых растений-подушек Восточного Памира // Изв. АН Таджикской ССР. 1968. Т. 31. № 2. С. 19—23.

Радкевич О. Н. Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии // Изв. Гл. Бот. сада АН СССР. М., 1928. С. 420—450.

Степанова А. В. Разнообразие анатомического строения корневищ в роде *Potentilla* L. (*Rosaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1378—1388.

Яценко-Хмелевский А. А. Принципы систематики древесин // Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР. 1948. № 5. С. 5—155.

Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л., 1954а. 337 с.

Яценко-Хмелевский А. А. Древесины Кавказа. Т. 1. Ереван, 1954б. 674 с.

Aloni R. Differentiation of vascular tissues // Ann. Rev. Plant Physiol. 1987. Vol. 38. P. 179—204.

Baas P., Carlquist S. A comparison of the ecological wood anatomy of the floras of southern California and Israel // IAWA Bull. 1985. Vol. 6. P. 349—353.

Baas P., Lee C., Zhang X., Cui K., Deng Y. Some effects of dwarf growth on wood structure // IAWA Bull. 1984. Vol. 5. P. 45—63.

Baas P., Wheeler E. A. Parallelism and reversibility in xylem evolution: a review // IAWA J. 1996. Vol. 17. N 4. P. 351—364.

Bailey I. W., Tupper W. W. Size variation in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylems of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms // Proc. Amer. Arts Sci. 1918. Vol. 54. N 2. P. 149—204.

Braun H. J. Funktionelle Histologie der sekundären Sprossachse. I. Das Holz. Berlin, 1970. 192 S.

Carlquist S. A theory of the paedomorphosis in dicotyledonous woods // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. P. 30—45.

Carlquist S. Ecological strategies of xylem evolution. Berkley, 1975. 260 p.

Carlquist S. Comparative wood anatomy. 2nd ed. Berlin and Heidelberg, 2001. 600 p.

Carlquist S., Eckhart V. M. Wood anatomy of *Hydrophyllaceae*. II. Genera other than *Eriodictyon*, with comments on parenchyma bands containing vessels with large pits // Aliso. 1984. Vol. 10. P. 527—546.

Carlquist S., Hoekman D. A. Ecological wood anatomy of the woody southern California flora // IAWA Bull. 1985. Vol. 6. P. 319—347.

Chaffey N. J., Barnett J. R., Barlow P. W. A cytoskeletal basis for wood formation in angiosperm trees: the involvement of cortical microtubules // Planta. 1999. Vol. 208. P. 19—30.

Dadswell H. E., Record S. J. Identification of woods with conspicuous rays // Trop. Woods. 1936. Vol. 48. P. 1—30.

Downie S. R., Katz-Downie D. S. Phylogenetic analysis of chloroplast *rps*16 intron sequences reveals relationships within the woody southern African *Apiaceae* subfamily *Apioideae* // Canad. J. Bot. 1999. Vol. 77. P. 1120—1135.

Downie S. R., Plunkett G. M., Watson M. F. et al. Tribes and clades within *Apiaceae* subfamily *Apioideae*: the contribution of molecular data // Edinburgh J. Bot. 2001. Vol. 58. P. 301—330.

Frost F. H. Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. II. Evolution of end wall of vessel segments // Bot. Gaz. 1930. Vol. 90. N 1. P. 198—212.

Gibson A. C. Wood anatomy of Opuntias with cylindrical to globular stems // Bot. Gaz. 1977a. Vol. 138. N 3. P. 334—351.

Gibson A. C. Vegetative anatomy of *Maihuenia* (*Cactaceae*) with some theoretical discussion of ontogenctic changes in xylem cell types // Bull. Tor. Bot. Club. 1977b. Vol. 104. N 1. P. 35—48.

Gibson A. C. Dimorphism of secondary xylem in two species of cacti // Flora. 1978. Vol. 167. P. 403—408.

Holbrook N. M., Zwieniecki M. A. Xylem refilling under tension. Do we need a miracle? // Plant Physiol. 1999. Vol. 120. P. 7—10.

IAWA Committee. IAWA list of microscopic features for hardwood identification // IAWA Bull. 1989. Vol. 10. N 3. P. 221—331.

Jansen S., Choat B., Vinckier S. et al. Intervascular pit membranes with a torus in the wood of *Ulmus* (*Ulmaceae*) and related genera // New Phytol. 2004. Vol. 163. C. 51—59.

Jeffrey E. C. The anatomy of woody plants. Chicago, 1917. 478 p.

Lee B.-Y., Downie S. R. Phylogenetic analysis of cpDNA restriction sites and *rps*16 intron sequences reveals relationships among *Apiaceae* tribes *Caucalideae*, *Scandiceae* and related taxa // Plant Syst. Evol. 2000. Vol. 221. P. 35—60.

Meusel H. Wuchsform und ökogeographisches Verhalten von *Bupleurum spinosum* Gouan im Vergleich mit einigen nahe verwandten Arten // Bot. Jahrb. 1978. Bd 99. Hf. 2/3. S. 222—248.

Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, 1950. 1500 p.

Neves S. S., Watson M. F. Phylogenetic relationships in Bupleurum (Apiaceae) based on nuclear ribosomal DNA ITS sequence data // Ann. Bot. 2004. Vol. 93. N 4. P. 379—398.

Oda Y., Hasezawa S. Cytoskeletal organization during xylem cell differentiation // J. Plant Res. 2006. Vol. 119. P. 187—197.

Oskolski A. A. Systematic and phylogenetic wood anatomy of *Apiales* // Edinburgh J. Bot. 2001. Vol. 58. P. 201—206.

Panelatti J. Contribution à l'étude anatomique du genre *Bupleurum* L. au Maroc // Trav. Inst. Sci. Cherifien, Sér. Bot. 1959. N 15. P. 1—103.

Rodriguez R. L. Systemaric anatomical studies on *Myrrhidendron* and other woody Umbellales // Univ. Calif. Publ. Bot. 1957. Vol. 29. P. 145—318.

Schweingruber F. H. Anatomie europäischer Hölzer. Bern, Stuttgart, 1990. 800 p.

Stepanova A. V., Chavchavadze E. S., Jansen S. Comparative wood anatomy of perennial shoots of *Potentilla* (*Rosaceae*) // IAWA J. 2007. Vol. 28. N 4. P. 405—421.

Süss H. Über die Langeänderungen der Parenchymstrände, Holzfäsern und Gefässglieder im Verlauf einer Zuwachsperiode // Holz als Roh- und Werkstoff. 1967. Bd 25. N 10. S. 369—377.

Süss H., Müller-Stoll W. R. Zur Anatomie des Ast-, Stamm-, und Wurzelholzes von *Platanus* × *acerifolia* (Ait.) Willd. // Österr. Bot. Zeitschr. 1973. Bd 121. Hf. 3—4. S. 227—249. Zwieniecki, Holbrook, 2000.

Tutin T. G. Bupleurum // Flora Europaea. Vol. 2. Cambridge, 1968. P. 345—350.

Wheeler E. A., Baas P. A survey of the fossil record for dicotyledonous wood and its significance for evolutionary and ecological wood anatomy // IAWA Bull. 1991. Vol. 12. P. 271—332.

Wolff H. 1910. *Umbelliferae-Apioideae*: *Bupleurum*, *Trinia* et reliquae *Ammineae* heteroclitae // Engler A., ed. Das Pflanzenreich. 1910. Teil IV. Bd 228. Leipzig. S. 36—173.

SUMMARY

Wood structure of 8 *Bupleurum* species with different habits has been studied. Close relationships of *Bupleurum* to South African woody apioids *Heteromorpha* and related genera, the basal grouping within *Apioideae*, have been confirmed by wood anatomical evidences. Presence of helichal thickenings on the vessel walls as well as occurrence of septate fibres can be recognised as ancestral character states for *Bupleurum*. Infrageneric variation of such wood anatomical features as length of vessel elements, diameter of vessel lumina, vessel frequency, type of intervessel pitting, size of intervessel pits, fiber intrusiveness, presence and abudance of marginal axial parenchyma, and occurrence of unlignified cells in radial or/and axial parenchyma is correlated to the habit transformations from shrubs to dwarf shrubs, semishrubs and cushion plants.

УДК 581.3 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 12

© Т. Н. Кузнецова, Д. А. Лапшин

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЫЛЬЦЫ *HIPPOPHAË RHAMNOIDES* (*ELAEAGNACEAE*) В СВЯЗИ С ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЕЙ ВИДА

T. N. KUZNETZOVA, D. A. LAPSHIN.

BIOLOGICAL PECULIARITIES OF *HIPPOPHAË RHAMNOIDES* (*ELAEAGNACEAE*) POLLEN IN THE CONTEXT OF ECOLOGICAL-GEOGRAPHICAL DIFFERENTIATION OF THE SPECIES

Нижегородская государственная сельскохозяйственная академия
603107 Н. Новгород, пр. Гагарина, 97
Факс (8312) 620684
E-mail: lapshin-da@yandex.ru
Поступила 26.06.2007
Окончательный вариант получен 23.05.2008

Изучена жизнеспособность пыльцы образцов разных экотипов *Hippophaë rhamnoides*. На жизнеспособность пыльцы влияют внешние факторы (водный, температурный, УФ-облучение) и генотипические особенности. Для селекции мужских растений представляет интсрес изучение совокупного влияния внешних факторов и генотипических особенностей на жизнеспособность пыльцы. При помощи дисперсионного анализа показана доля влияния внешних факторов и генотипических особенностей образцов на жизнеспособность пыльцы.

Ключевые слова: *Hippophaë rhamnoides*, пыльца, жизнеспособность, экотип, влияние генотипа и погодных условий.

Эффективность опыления и нормальное протекание процесса оплодотворения во многом зависят от состояния пыльцы и ее жизнеспособности. Изучение биологии пыльцы особенно актуально при существовании у вида различных внутривидовых единиц — экотипов, половых форм и т.д. Последние могут иметь разли-

чия в системах размножения и быть репродуктивно изолированными друг от друга, в том числе за счет различий по биологическим особенностям пыльцы (Грант, 1984).

В качестве объекта исследования выбрана облепиха крушиновидная (*Hippophaё rhamnoides* (L.)) — анемофильный двудомный древовидный кустарник сем. *Elaeagnaceae*. Этот вид представлен большим количеством экотипов, в естественных условиях не скрещивающихся друг с другом. На промышленных плантациях, как правило, произрастают вместе женские и мужские растения, относящиеся к различным экотипам. В литературе имеются единичные работы, посвященные вопросам экологии опыления, в которых освещены особенности строения мужских и женских цветков (Кондорская, 1967, 1973; Ильина, 1982, 1985), влияние погодных условий на цветение облепихи (Бородина, 1974; Ильина, 1982, 1985; Бессчетнов, 1987). Практически отсутствуют работы, посвященные изучению качественных показателей пыльцы растений, имеющих разное эколого-географическое происхождение. В селекционный процесс облепихи вовлечены формы, имеющие различное, в том числе отдаленное, эколого-географическое происхождение. В Нижегородской государственной сельскохозяйственной академии (НГСХА) коллекционный генофонд представлен различными экотипами, на основе которых ведется отбор не только женских, но и мужских растений (сортов-опылителей).

Цель данной работы заключалась в выявлении жизнеспособности пыльцы у некоторых образцов облепихи с помощью различных методов исследования.

Материал и методика

Исследования зрелой пыльцы мужских форм *Hippophaё rhamnoides* коллекционного генофонда НГСХА проводили весной 2005—2007 гг. Объектом исследования служили пыльцевые зерна (ПЗ) образцов различного эколого-географического происхождения: Дебют — сеянец катунского экотипа; 1/90 — гибрид, полученный при скрещивании родительских форм прибалтийской селекции и саянского экотипа; Геракл, 31/89 и 5/93 — гибриды, полученные от опыления сортов облепихи прибалтийской селекции пыльцой мутантной мужской формы катунской облепихи (К-24); 5/87, 1/89 и 1/91 — гибриды, полученные от опыления женских сортовых растений селекции МГУ опылителями катунского экотипа.

Зрелую пыльцу отбирали по существующей методике (Соколова, Кондрашов, 1988). Для определения жизнеспособности подсчитывали не менее 1000 ПЗ в 3 повторностях. Диаметр ПЗ определяли при помощи микрометра МОВ-1-15, измеряя по 60 ПЗ каждого образца.

Определение качества (жизнеспособности) пыльцы проводили, используя ряд методов: окраска ацетокармином; окраска по Александеру; определение содержания пролина (изатин-тест) и крахмала в пыльце; как эталонный использовали метод проращивания пыльцы на питательной среде Транковского (Паушева, 1988; Барыкина и др., 2004).

Оценку жизнеспособности пыльцы *in vitro* методом Транковского проводили в 3 повторностях по 1000 ПЗ в каждой. Динамику прорастания ПЗ изучали темпорально — через 2, 4, 8, 12, 16, 22 и 24 ч после посева. При просмотре препаратов выделяли проросшие ПЗ, имевшие длину пыльцевой трубки более диаметра ПЗ; наклюнувшиеся — длина пыльцевой трубки не менее 1/2 диаметра ПЗ; и непроросшие ПЗ.

Все полученные данные обработаны методами вариационной статистики с помощью прикладной статистической программы Excel 2003.

Для изучения изменчивости изучаемых показателей использовали многофакторный дисперсионный анализ.

Результаты и обсуждение

У *H. rhamnoides* развитие мужского цветка происходит за два вегетационных сезона — цветочные почки закладываются осенью, а весной следующего года идет развитие пыльцы. Зрелое пыльцевое зерно 2-клеточное; ядро вегетативной клетки крупное, лопастное, рядом с ним располагается овальная генеративная клетка с крупным ядром и тонким, но хорошо заметным слоем цитоплазмы. Запасные вещества в цитоплазме вегетативной клетки — крахмал и липиды (Кондорская, 1967, 1973; Камелина, Проскурина, 1987; Проскурина, 1990).

Согласно имеющимся в литературе (Касимовская, 2004), а также полученным нами данным, зрелая пыльца *H. rhamnoides* относится к меридионально 3-бороздно-поровой пыльце Hyperbaena-типа (по классификации Архангельского, 1982).

Из табл. 1, в которой представлены размерные показатели пыльцы исследуемых образцов, видно, что диаметр ПЗ варьировал в среднем от 24.6 до 30.5 мкм. У некоторых встречались единичные, очень крупные ПЗ с диаметром 39.2 мкм, а у других — мелкие ПЗ с диаметром 18.8 мкм, что согласуется с данными исследований Ц. Жамерана (1971), определявшего размеры ПЗ *H. rhamnoides* — от 18 до 38 мкм.

Размеры ПЗ у изучаемых образцов характеризовались различными уровнями варьирования. Наибольший коэффициент вариации данного показателя составил 10.8 %. Только один образец характеризовался наиболее выровненной по размерам пыльцой, как в 2005 (5.5 %), так и в 2006 гг. (4.9 %). В подавляющем большинстве коэффициент вариации составил менее 10 % (табл. 1), что принято считать для биологических объектов незначительным.

Из результатов, представленных в табл. 1, видно, что в 2005 г. у исследуемых образцов в целом сформировалась более крупная и гетерогенная по размерам пыльца, чем в 2006 г. Согласно шкале С. А. Мамаева (1973), уровень фенотипической изменчивости размеров ПЗ у исследованных образцов низкий.

ТАБЛИЦА 1

Размеры пыльцевых зерен перспективных мужских растений облепихи селекции НГСХА

Образец	Год исследований					
	2005			2006		
	$M \pm m_M$, мкм	min — max, мкм	*V*, %	$M \pm m_M$, мкм	min — max, мкм	*V*, %
Геракл	30.4 ± 0.30	25.6 — 34.0	7.7	27.6 ± 0.26	23.2 — 30.8	7.2
Дебют	29.3 ± 0.41	20.8 — 36.7	10.8	24.6 ± 0.30	20.8 — 30.4	9.5
5/87	27.4 ± 0.19	23.2 — 30.9	5.5	28.1 ± 0.18	24.4 — 31.6	4.9
1/89	29.0 ± 0.38	21.5 — 39.2	10.2	27.6 ± 0.35	20.4 — 37.2	9.8
31/89	28.6 ± 0.33	23.3 — 34.5	8.8	27.4 ± 0.31	22.4 — 33.2	8.8
1/90	28.5 ± 0.31	18.8 — 33.7	8.5	25.9 ± 0.23	22.0 — 30.4	6.9
1/91	28.3 ± 0.36	19.2 — 34.7	9.8	26.5 ± 0.26	22.0 — 32.0	7.5
5/93	27.9 ± 0.35	22.1 — 35.0	9.8	27.9 ± 0.36	22.0 — 34.8	10.1

Нами отмечены очень мелкие и очень крупные ПЗ у всех изученных образцов, жизнеспособность которых была значительно ниже, чем в случае средних по размерам ПЗ.

Проведенный дисперсионный анализ выявил менее 50 % совокупного влияния изучаемых факторов (генотип и условия формирования пыльцы), а долю влияния генотипа установил в размере 10.1 %, что не является, на наш взгляд, достаточным для использования размеров пыльцы как индивидуального признака у изученных образцов.

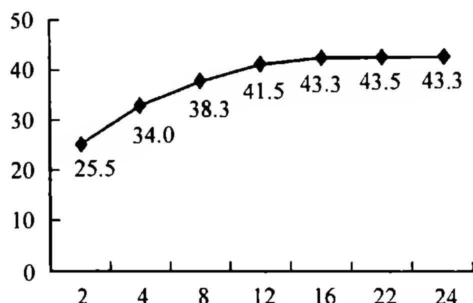
Известно, что использование метода проращивания *in vitro* для определения жизнеспособности пыльцы любых видов сопряжено с большими трудностями, но несмотря на это, именно данный метод является наиболее объективным. При использовании данного метода важнейшее значение имеет подбор оптимального состава среды для прорастания пыльцы исследуемого вида. Поэтому в начале работы с пыльцой нами были проанализированы данные ряда авторов (Ильина, 1982; Кондрашов, Соколова, 1991), использовавших среду определенного состава для проращивания пыльцы облепихи, и результаты наших исследований, на основе которых была подобрана питательная среда оптимального состава для проращивания ПЗ *H. rhamnoides*, которая представляет собой модифицированный вариант питательной среды Транковского (Паушева, 1988): агар-агар 1 %, сахароза 15 %, с добавлением $CaCl_2$ и H_3BO_3 в концентрации $3 \cdot 10^{-5}$ %.

Темпоральная фиксация прорастающей пыльцы показала, что время прорастания всех потенциально жизнеспособных ПЗ составляет в среднем 16—22 ч с момента посева свежесобранной пыльцы (см. рисунок). Основываясь на полученных данных, считаем, что оценку жизнеспособности пыльцы *H. rhamnoides* методом Транковского целесообразно проводить не ранее, чем через 22 ч после посева пыльцы на среду (табл. 2).

Процент прорастания пыльцы на питательной среде варьировал от 30.6 до 58.1 %. Изменчивость показателя жизнеспособности пыльцы, определенного по методу Транковского, колебалась от 11.9 до 86.7 %.

Изучение качества пыльцы образцов различных экотипов *H. rhamnoides* проводили и рядом косвенных методов. В табл. 2 представлены данные различных методов: ацетокарминового, метода Александера, а также метода, основанного на содержании крахмала и пролина.

Жизнеспособность пыльцы различных образцов, определенная ацетокарминовым методом, варьировала от 91.8 до 98.2 %, а изменчивость данного показателя составила 0.2—5.8 %. Анализ качества пыльцы методом Александера установил жизнеспособность от 80.1 до 97.4 %, а изменчивость признака составила 0.3—23.1 %.



Динамика прорастания пыльцы *Hippophaë rhamnoides*.

По оси абсцисс — время после посева на среду, ч; по оси ординат — количество проросших пыльцевых зерен, %.

ТАБЛИЦА 2

Жизнеспособность пыльцы растений облепихи, имеющих различное эколого-географическое происхождение, через 22 ч после посева на питательную среду

Образец	Методы определения жизнеспособности пыльцы (%)				
	проращивание пыльцы на питательной среде	ацетокарминовый	метод Александера	содержание крахмала	содержание пролина
Геракл					
$M \pm m_M$, %	30.6 ± 5.02	95.8 ± 1.38	86.8 ± 4.69	30.1 ± 5.60	64.0 ± 4.38
min — max, %	18.6 — 54.1	92.2 — 99.2	75.8 — 98.7	16.4 — 44.0	53.2 — 74.7
V, %	40.1	3.5	13.2	45.6	16.7
Дебют					
$M \pm m_M$, %	41.1 ± 9.21	91.8 ± 2.16	80.1 ± 7.54	37.3 ± 2.52	67.9 ± 9.30
min — max, %	19.4 — 70.7	86.8 — 97.0	58.9 — 97.8	31.6 — 47.1	47.1 — 88.8
V, %	54.9	5.8	23.1	16.5	33.5
5/87					
$M \pm m_M$, %	51.2 ± 2.49	98.2 ± 0.09	96.4 ± 0.12	35.5 ± 4.38	34.1 ± 5.09
min — max, %	44.2 — 60.0	97.8 — 98.4	95.9 — 96.7	19.0 — 50.3	22.1 — 46.6
V, %	11.9	0.2	0.3	30.2	36.5
1/89					
$M \pm m_M$, %	36.3 ± 7.02	92.1 ± 0.22	95.5 ± 0.42	27.8 ± 1.76	57.1 ± 2.67
min — max, %	17.8 — 57.6	91.6 — 92.8	94.6 — 96.8	22.7 — 32.4	50.5 — 63.4
V, %	47.4	0.6	1.1	15.5	11.5
31/89					
$M \pm m_M$, %	30.1 ± 10.66	97.4 ± 0.42	93.9 ± 1.01	13.8 ± 2.87	13.2 ± 4.14
min — max, %	5.7 — 62.0	96.0 — 98.7	91.4 — 96.6	6.7 — 21.2	3.7 — 22.8
V, %	86.7	1.1	2.6	50.9	77.1
1/90					
$M \pm m_M$, %	48.1 ± 5.56	97.9 ± 0.75	89.4 ± 4.35	23.0 ± 3.41	39.4 ± 4.63
min — max, %	32.0 — 69.9	95.8 — 99.9	74.4 — 98.7	13.7 — 32.0	28.2 — 51.1
V, %	28.3	1.9	11.9	36.4	28.8
1/91					
$M \pm m_M$, %	58.1 ± 6.14	97.5 ± 1.05	97.4 ± 1.30	61.9 ± 3.09	18.5 ± 0.79
min — max, %	39.6 — 80.1	94.2 — 99.9	95.4 — 98.9	51.1 — 70.4	16.5 — 20.4
V, %	25.8	2.6	1.3	12.2	10.5
5/93					
$M \pm m_M$, %	52.7 ± 6.35	95.7 ± 1.40	90.8 ± 2.88	16.8 ± 1.93	27.7 ± 9.02
min — max, %	38.1 — 70.3	91.5 — 99.3	80.8 — 97.8	12.5 — 23.0	7.1 — 50.9
V, %	29.5	3.6	7.7	28.2	79.6

Одним из показателей, обусловливающих жизнеспособность пыльцы, является крахмал, так как от его количества в пыльце зависит интенсивность роста пыльцевой трубки. Из табл. 2 видно, что данный признак варьировал у разных образцов от 13.8 до 61.9 %. Изменчивость данного признака составила от 12.2 до 50.9 %.

Согласно имеющимся в литературе данным, одним из показателей жизнеспособности пыльцы является содержание свободной аминокислоты пролина, которая расходуется растущими пыльцевыми трубками в первую очередь на прямое включение в специфические для роста коллагеноподобные белки протопласта и оболочки пыльцевых трубок. Пролин является также богатым источником азота (12.18 %), который освобождается при распаде пролина в процессе дыхания (Бритиков, Муса-

това, 1964; Бритиков, 1975). Результаты оценки жизнеспособности пыльцы по содержанию пролина представлены в табл. 2, из которых видно, что количество богатых пролином ПЗ составляло у исследованных образцов от 13.2 до 67.9 %. Изменчивость содержания пролина колебалась от 10.5 до 79.6 %.

Установлено, что все изученные образцы различных экотипов характеризуются довольно высоким уровнем жизнеспособности, определенной рядом косвенных методов, и вместе с тем более низкой способностью прорастать на искусственной среде Траиковского (табл. 2). Подобная ситуация многими авторами объясняется качеством питательных сред и тем, что данный метод не может всесторонне смоделировать условия прорастания пыльцы *in vivo* (Голубинский, 1974; Тихменев, 1974).

Несмотря на отсутствие четких зависимостей между всеми определенными качественными показателями пыльцы, можно выделить 3 образца с количеством проросших ПЗ более 50 %. Кроме того, один образец характеризовался наиболее гомогенной по размерам пыльцой, по-видимому это связано с его относительной устойчивостью к меняющимся погодным условиям.

Результаты иерархического дисперсионного анализа жизнеспособности пыльцы приведены в табл. 3, из которых видно, что имеются достоверные различия ($P < 0.05$) как между образцами различных экотипов, так и между образцами одного экотипа.

Доля влияния генотипа на прорастание ПЗ *in vitro* составила 28.7 %, что значительно превосходит влияние погодных условий на формирование мужского гаметофита (4.3 %).

Согласно результатам дисперсионного анализа, доля влияния генотипа на жизнеспособность пыльцы, по ацетокарминовому методу и методу Александера, составляет 46.3 и 30.7 %, а погодных условий — только 4.6 и 2.3 %.

ТАБЛИЦА 3

Результаты дисперсионного анализа показателей жизнеспособности пыльцы *Hippophaë rhamnoides*

Фактор	Сумма квадратов	Степень свободы	Средний квадрат	$F_{расч.}$	$F_{табл.\ 05}$	Доля влияния
Жизнеспособность пыльцы по методу Транковского						
Генотип	4693.12	7	670.44	14.82	2.33	28.71
Условия года	709.94	1	709.94	15.69	4.17	4.34
Жизнеспособность пыльцы по ацетокарминовому методу						
Генотип	270.66	7	38.66	79.49	2.33	46.25
Условия года	26.70	1	26.70	54.89	4.17	4.56
Жизнеспособность пыльцы по методу Александера						
Генотип	1430.78	7	204.39	37.09	2.33	30.72
Условия года	108.90	1	108.90	19.76	4.17	2.34
Жизнеспособность пыльцы по содержанию крахмала						
Генотип	953600.80	7	136228.7	44.79	2.33	77.31
Условия года	17290.02	1	17290.02	5.68	4.17	1.40
Жизнеспособность пыльцы по содержанию пролина						
Генотип	7281.19	7	1040.17	763.27	2.33	65.12
Условия года	1092.52	1	1092.52	801.69	4.17	9.77

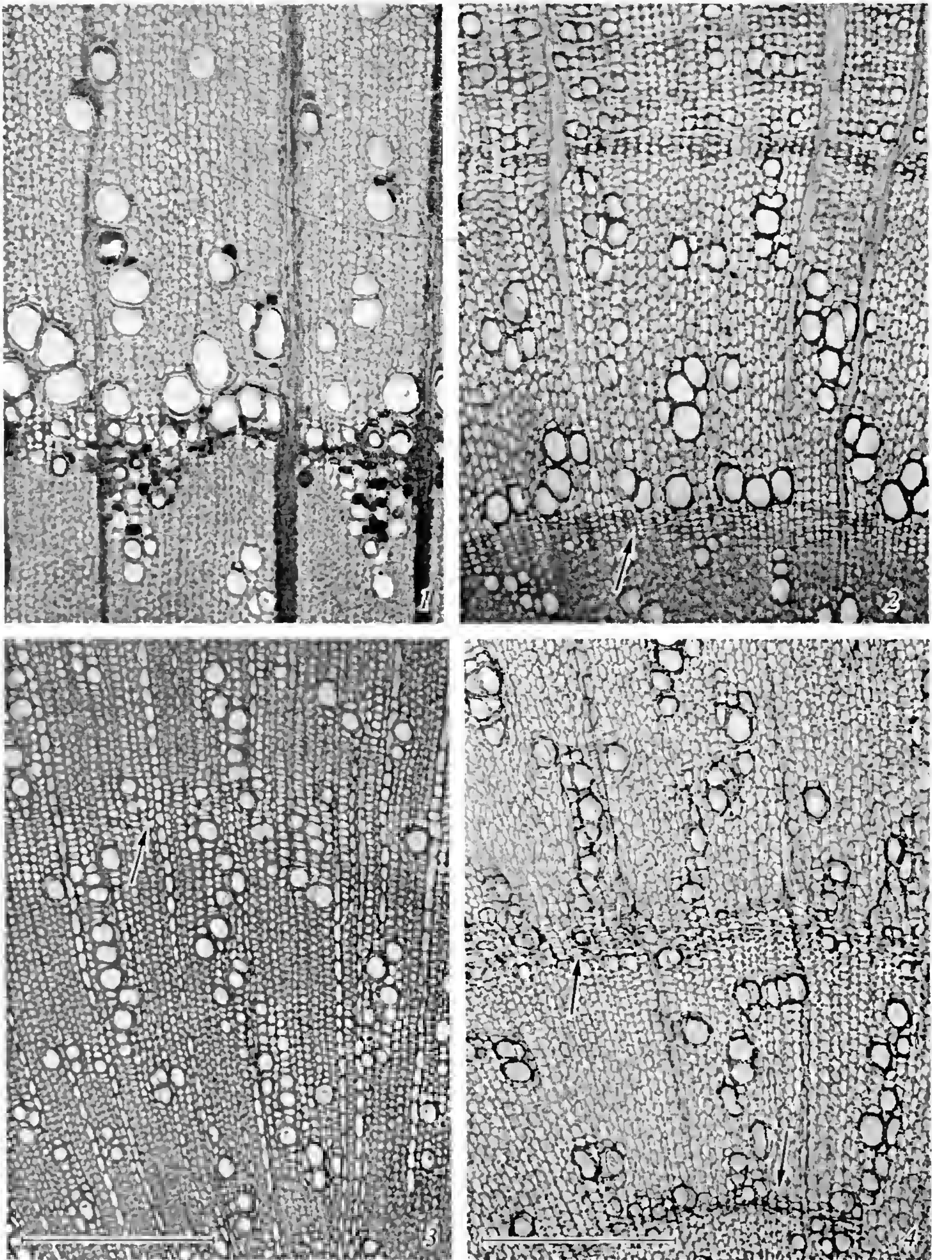


Таблица I. Поперечные срезы вторичной ксилемы многолетних стеблей *Bupleurum*.

1 — *B. fruticosum*: древесина с тенденцией к кольцесосудистости; *2* — *B. fruticescens*: древесина с тенденцией к кольцесосудистости: стрелкой обозначена маргинальная аксиальная паренхима в 1—3 тангентальных рядах; *3* — *B. canescens*: слои прироста выражены неотчетливо, их граница отмечена 3—6 рядами тонкостенных волокон (стрелка); *4* — *B. spinosum*: рассеянно-сосудистая древесина; стрелками обозначены широкие полосы маргинальной аксиальной паренхимы. Масштабная линейка — 200 μm.

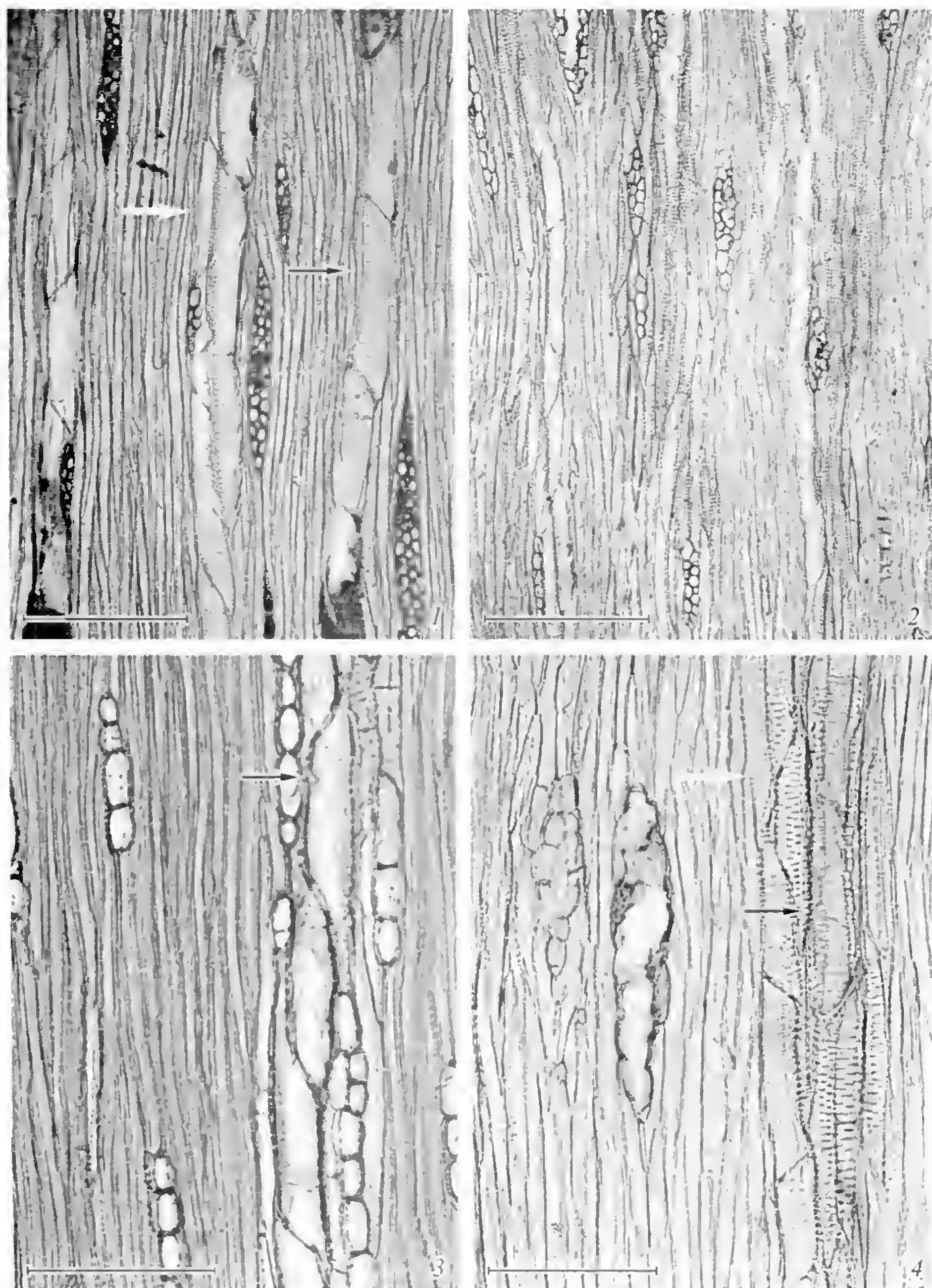


Таблица II. Тангентальные срезы вторичной ксилемы многолетних побегов *Bupleurum*.

1 — *B. fruticosum*: лучи, состоящие преимущественно из лежачих клеток, очередная межсосудистая поровость (черная стрелка), спиральные утолщения на стенках сосудов (белая стрелка); *2* — *B. fruticescens*: лучи, состоящие из лежачих и квадратных клеток, нелигнифицированные клетки лучей (стрелка); *3* — *B. canescens*: одно- и двурядные лучи, состоящие преимущественно из квадратных и стоячих клеток, очередная межсосудистая поровость (стрелка); *4* — *B. spinosum*: нелигнифицированные клетки в составе лучей, лестничная и переходная межсосудистая поровость (черная стрелка), спиральные утолщения на стенках сосудов (белая стрелка). Масштабные линейки, мкм: *1*, *2* — 200; *3*, *4* — 100.

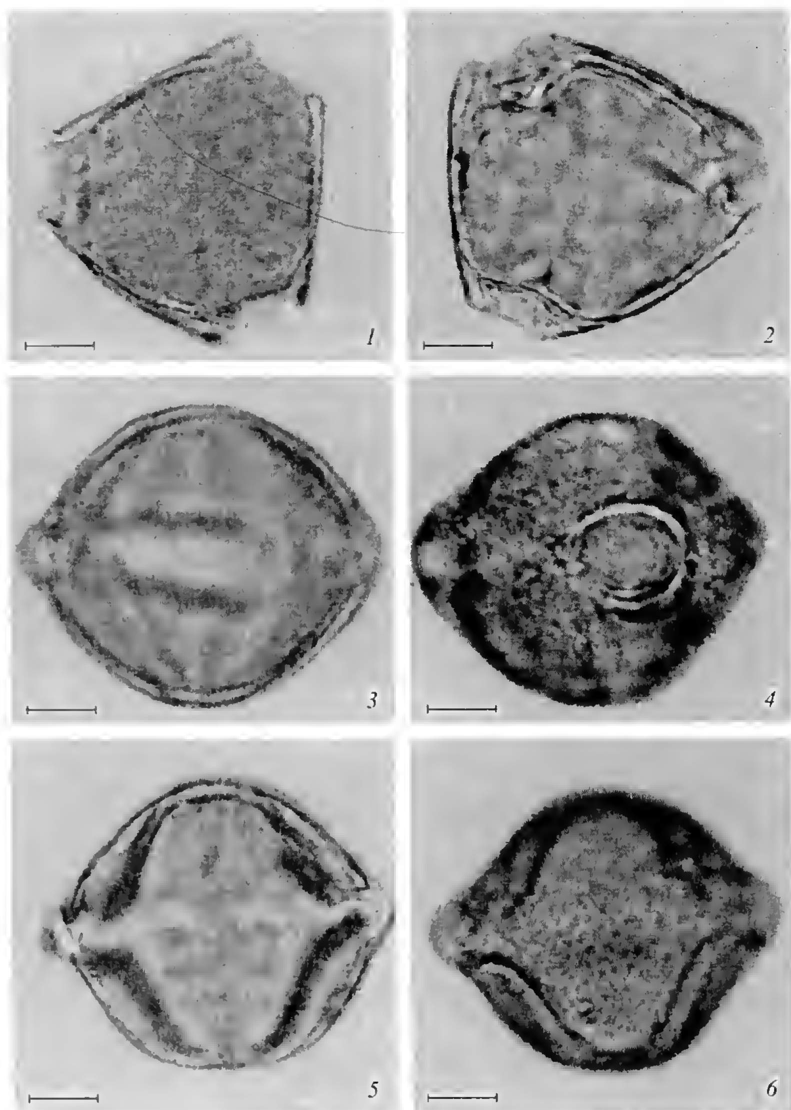


Таблица I. Пыльцевые зерна *Sclerophylax cynocrambe* (СМ).

1, 2 — вид с полюса; *4* — вид со стороны борозды; *3, 5–6* — вид со стороны мезокольпиума. Масштабная линейка — 5 мкм.

К с. 1916

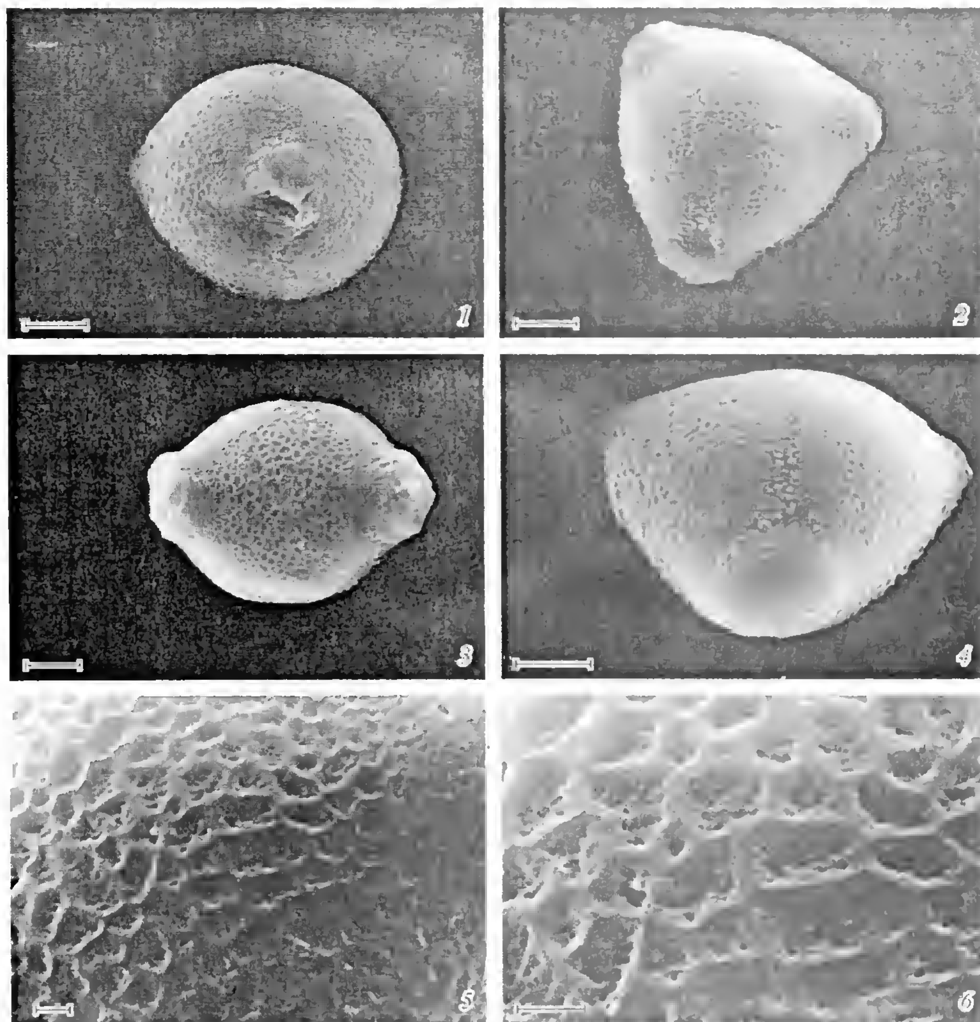


Таблица II. Пыльцевые зерна *Sclerophylax cynocrambe* (СЭМ).

1 — вид со стороны борозды; *2* — вид с полюса; *3* — вид с мезокольпиума; *4* — бугорчатая скульптура бороздной мембраны; *5, 6* — скульптура экзины при различных увеличениях. Масштабные линейки, мкм: *1*–*4* — 5, *5, 6* — 1.

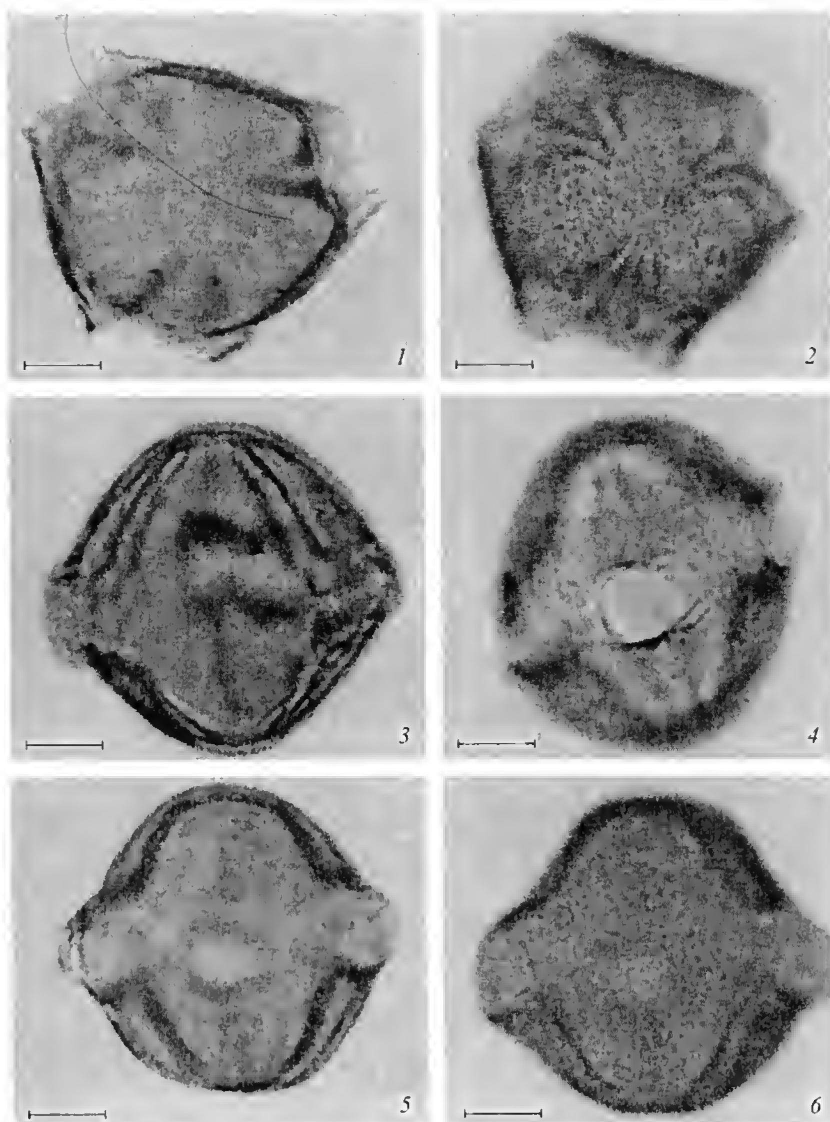


Таблица III. Пыльцевые зерна *Sclerophylax hunzikeri* (СМ).

1, 2 — вид с полюса; *4* — вид со стороны борозды; *3, 5—6* — вид со стороны мезокольпиума. Масштабная линейка — 5 мкм.

Кс 1916

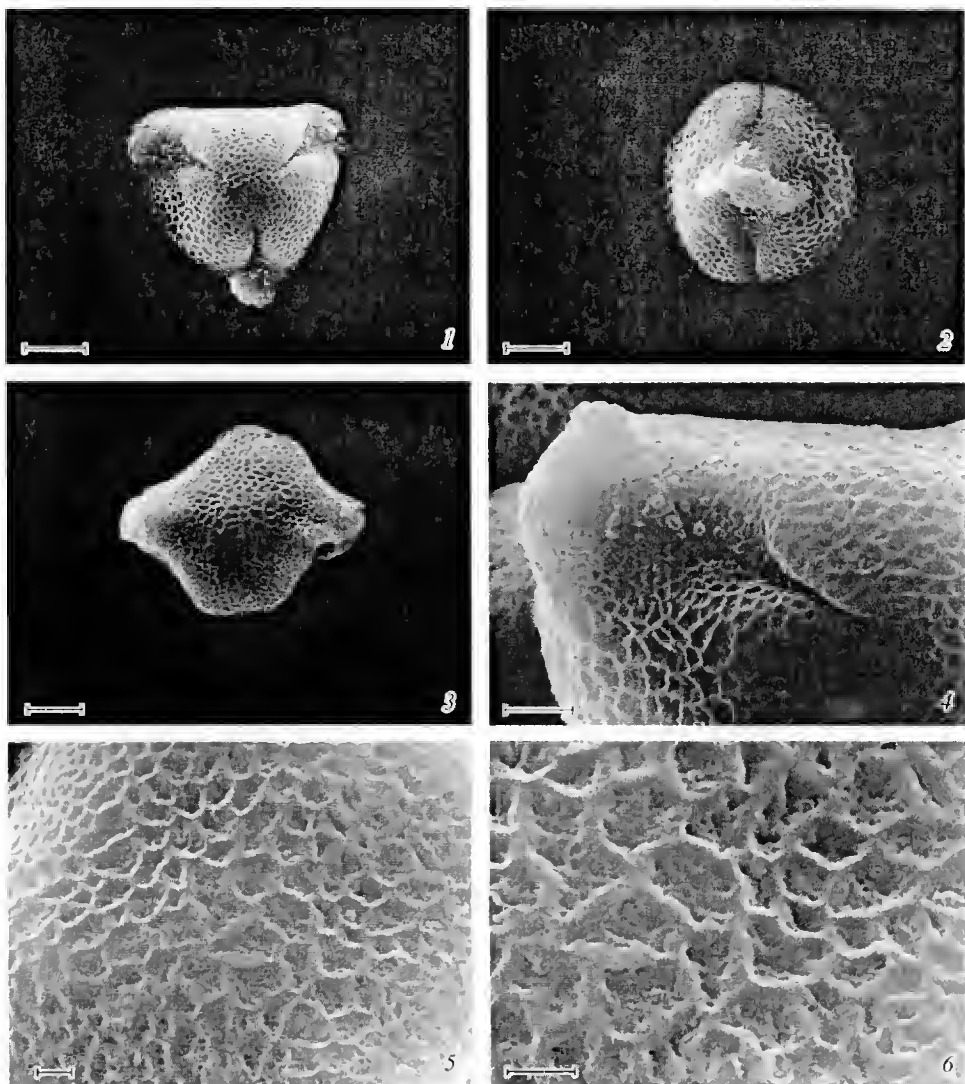


Таблица IV. Пыльцевые зерна *Sclerophylax hunzikeri* (СЭМ).

1 — вид с полюса; *2* — вид со стороны борозды; *3* — вид с мезокольпиума; *4* — бугорчатая скульптура бороздной мембраны; *5, 6* — скульптура экзины при различных увеличениях. Масштабные линейки, мкм: *1–3* — 5; *4* — 2; *5, 6* — 1.

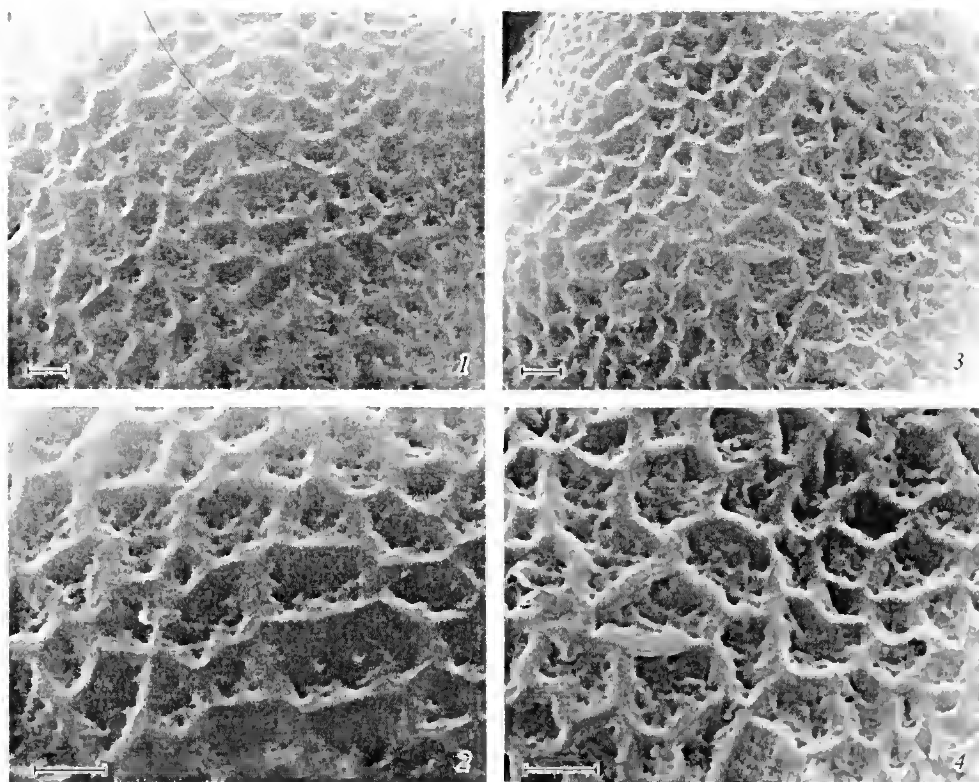


Таблица V. Сравнительный анализ особенностей сетчатой скульптуры пыльцевого зерна у *Sclerophylax cynocrambe* (*1*, *2*) и *S. hunzikeri* (*3*, *4*).

Масштабная линейка — 1 мкм.

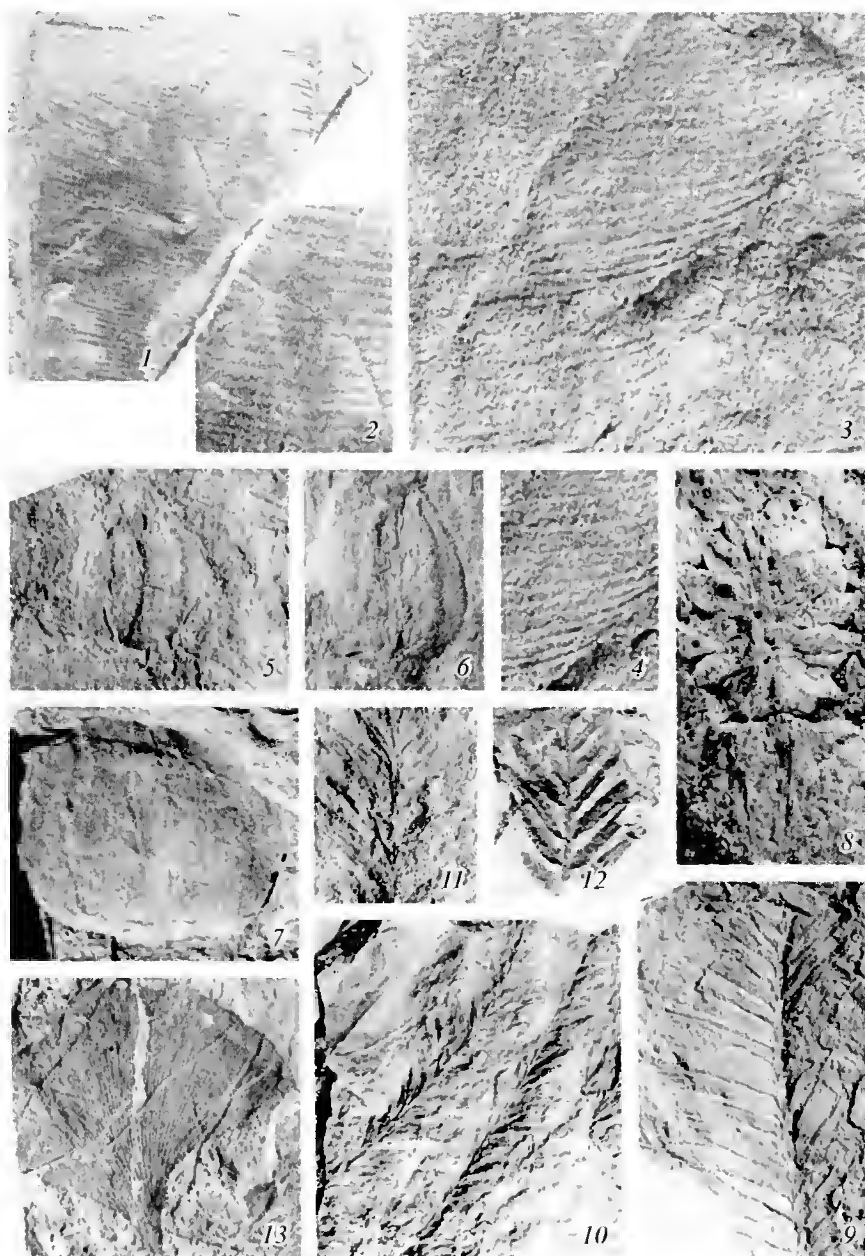


Таблица I.

1, 2 — *Asplenium nilssonioides* Budants., фрагмент листа, Зап. Камчатка, бухта Чемурнаут, колл. 960—10, обр. 1409; *1* — ув. 3, *2* — ув. 5; *3, 4* — «*Nilssonia*» *yukonensis* Cheleb. auct. non Hollick, фрагмент листа, Бараба, обр. 123; *3*— ув. 3, *4* — ув. 5; *5—7* — *Nordenskioldia* sp. aff. *N. borealis* Heer, отпечатки плодов, Бараба, обр. 132а, б, 117; *5—7* — ув. 2; *8, 9* — *Sequoia affinis* Lesq., *8* — мегастробил, *9* — облиственный побег, Бараба, обр. 91, 149; *10, 11* — *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, облиственный побег, Бараба, *11* — ув. 3; *12* — *Metasequoia occidentalis* (Newb.) Chaney, фрагмент облиственного побега, Бараба, обр. 91а; *13* — *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, лист, Бараба, обр. 96.

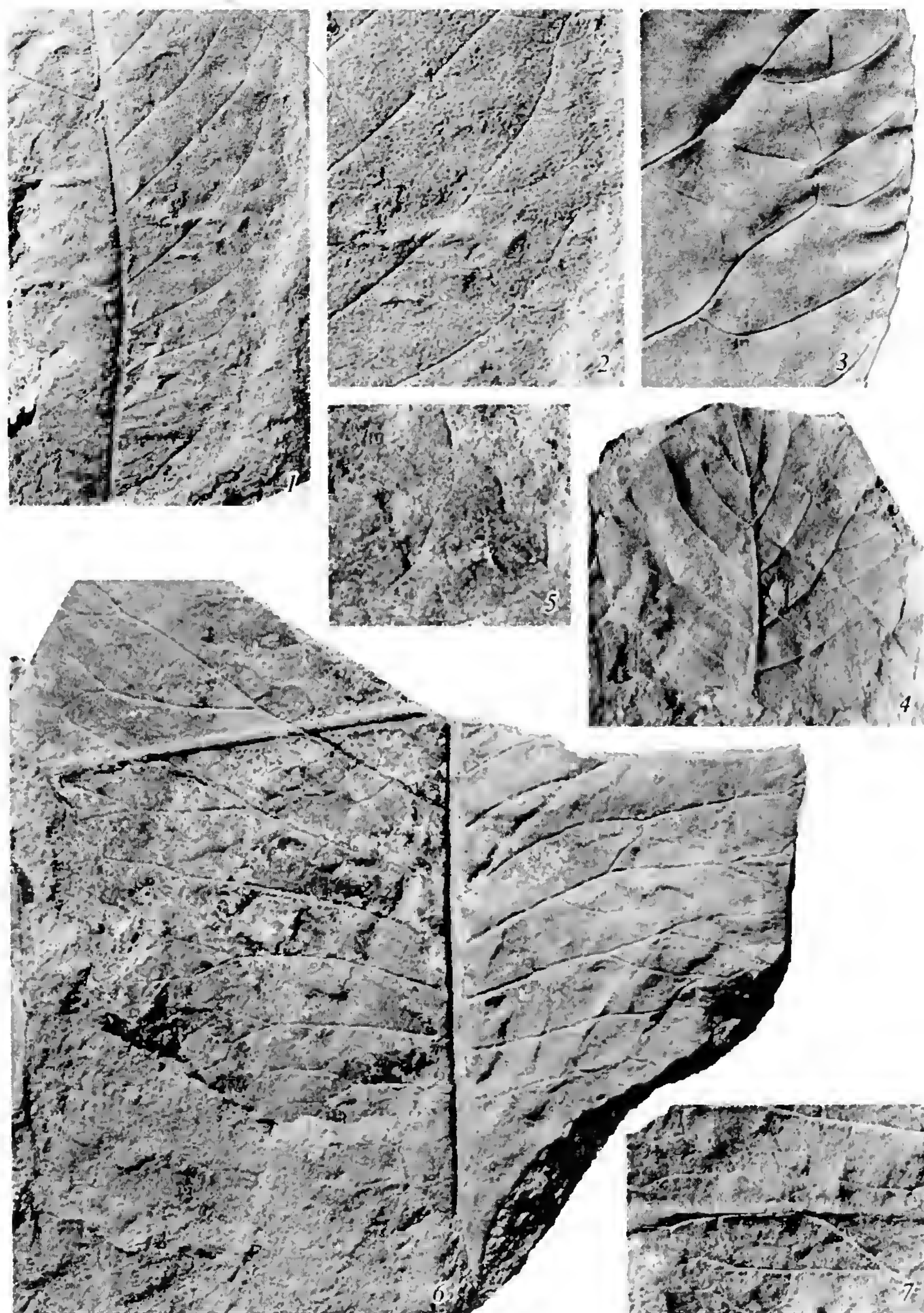


Таблица II.

1, 2 — *Aesculus* (?) sp., отпечаток листочка, Бараба, обр. 151; *2* — деталь края листочка, ув. 3; *3* — *Carya glabra* (Mill.) Sweet, фрагмент края листочка, соврем., ув. 3; *4, 5* — *Beringiaphyllum ancestralis* Cheleb., лист, Бараба; *4* — обр. 160, ум. 2; *5* — фрагмент края листа, обр. 121, ув. 3; *6, 7* — *Dicotylophyllum shapiroi* (Cheleb.) Budants., отпечаток верхушечного (?) листочка, Бараба, обр. 146; *7* — деталь третичного жилкования, ув. 3.

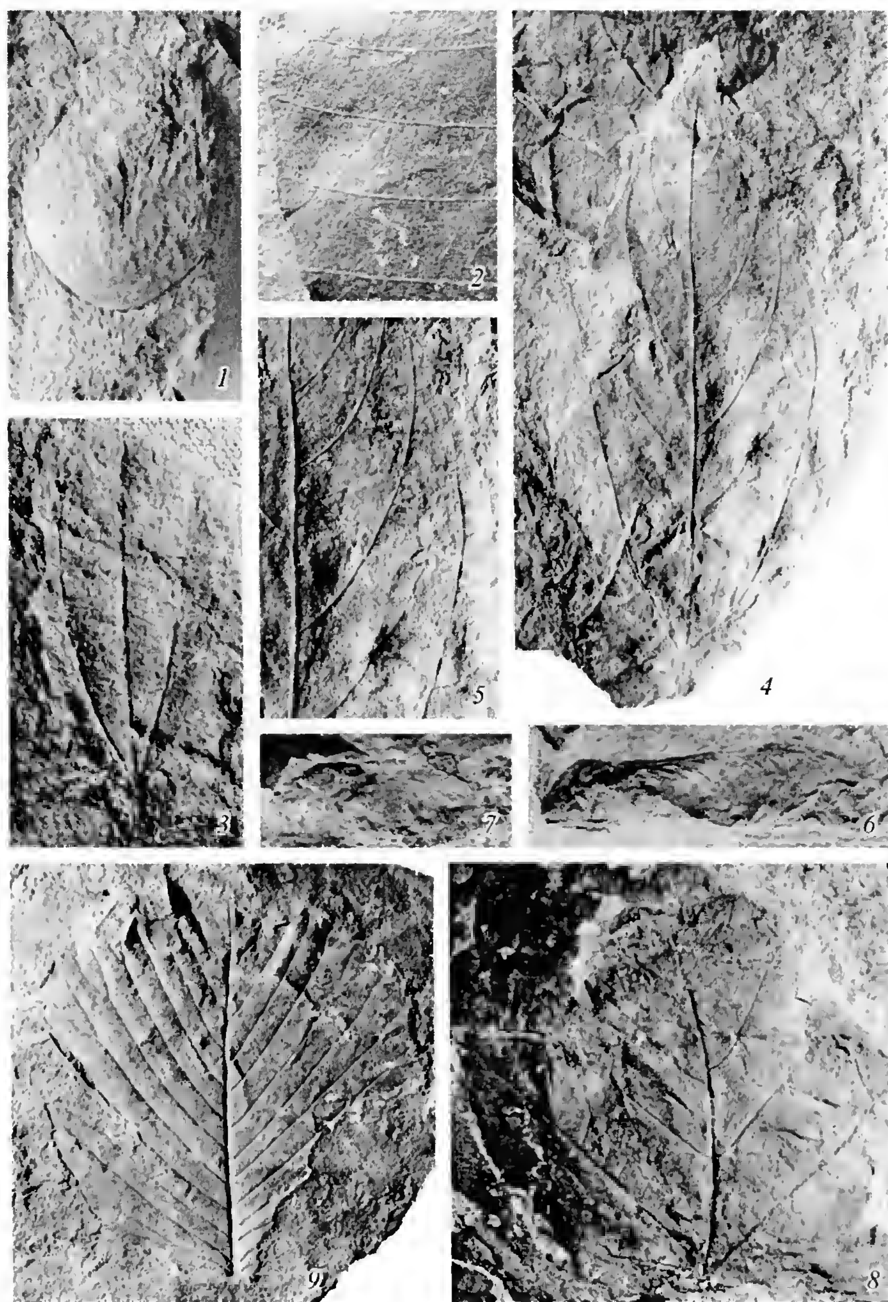


Таблица III.

1 — ***Fagus echinata*** Cheleb., отпечаток плюски ореха. Бараба. обр. 147; *2* — ***Fagus*** sp., фрагмент листа. Бараба. обр. 10; *3* — ***Macclintockia kovatschensis*** Budants., нижняя половина листа. Бараба, обр. 47; *4, 5* — ***Hovenia kamtschatica*** (Cheleb.) Budants., лист. Бараба, обр. 144; *5* — фрагмент края листа, ув. 3; *6, 7* — ***Acer*** sp., отпечатки летучек. Бараба. обр. 13, 3; *8* — ***Acer kinkilense*** Budants., лист. Бараба. обр. 131, ум. 2; *9* — ***Viburnum densinervum*** Budants., лист. Бараба. обр. 156.

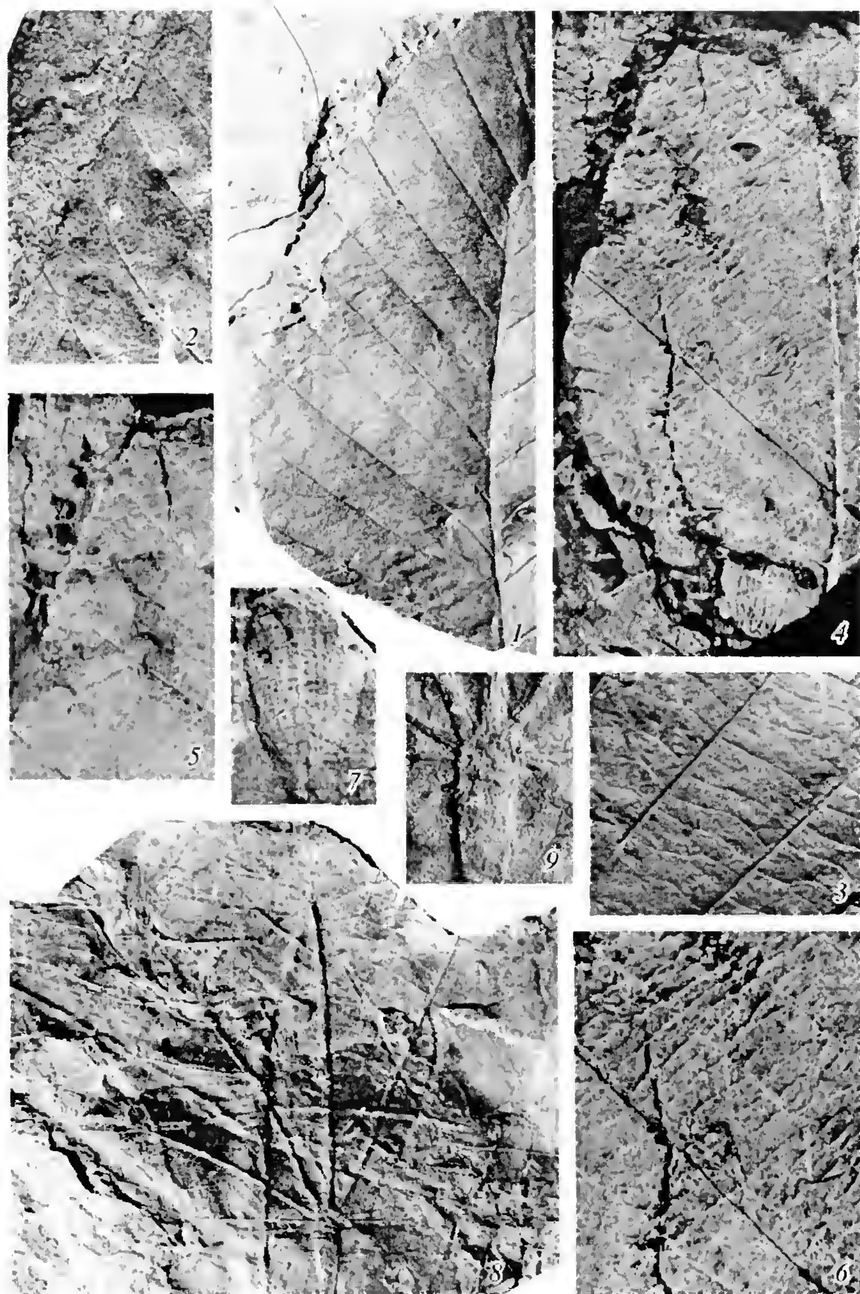


Таблица IV.

1—3 — *Vlamenneria lucida* Cheleb., лист, Бараба, обр. 110; *1* — левая половина листа, ум. 2; *3* — деталь жилкования; *2* — фрагмент края листа, обр. 22; *4—6* — *Pylgavayamia corylifolia* Budants., Зап. Камчатка, бухта Чемурнаут, колл. БИН 960-10, обр. 362; *4* — левая половина листа, ум. 1,5; *5, 6* — детали листа; *7* — *Nyssidium arcticum* (Heer) Iljinsk., плод Бараба, обр. 48; *8, 9* — *Alangium lenaense* Budants. et Ozerov, лист, Бараба, обр. 141; *9* — деталь основания листа, ув. 3.

CRYPTOGAMIA ALGÆ. 1137

MARCHANTIA.

1. MARCHANTIA calyce communi decemfido. *Fl.* polymorpha *suec.* 931. *Fl. lapp.* 422. *Roy. lugdb.* 507.
Marchantia major, capitulo stellato: radiis teretibus. *Mich. gen.* 2. *t.* 1. *f.* 1.
Lichen fontanus major stellatus æque ac umbellatus & cyathophorus. *Dill musc.* 523. *t.* 76. *f.* 6.
Lichen petræus latifolius, s. Hepatica fontana. *Bauh. pin.* 362.
Lichen. *Fuchs. hist.* 179. *Cam. epit.* 782.
β. Marchantia stellata. *March. act. paris.* 1713. *p.* 307. *t.* 5.
Marchantia capitulo stellato: radiis teretibus. *Mich. gen.* 2. *t.* 1. *f.* 2.
Lichen domesticus minor stellatus æque ac umbellatus & cyathophorus. *Dill. musc.* 527. *t.* 77. *f.* 7.
Lichen petræus stellatus. *Bauh. pin.* 362.
Hepatica secunda. *Tabern. ic.* 815.
γ. Marchantia calyce communi octopartito: laciniis e plano convexis. *Fl. lapp.* 423. *Roy. lugdb.* 507.
Marchantia capitulo non dissecto. *Mich. gen.* 1. *t.* 1. *f.* 5.
Lichen petræus umbellatus. *Bauh. pin.* 362.
Hepatica tertia. *Tabern. ic.* 815.
Habitat in Europa *juxta aquas*, *locis umbrosis.*

Таблица. Первоописание *Marchantia polymorpha* L.

Полученные данные позволяют высказать предположение, что накопление крахмала пыльцевыми зернами обусловлено генотипически, так как доля влияния генотипа составляет 65.1 %.

Проведенный многофакторный дисперсионный анализ выявил относительно низкую долю влияния погодных условий на содержание пролина в пыльце (9.8 %), тогда как доля влияния генотипа на данный показатель была высокой и составила 65.1 %, что, несомненно, является основным фактором, определяющим содержание пролина в пыльце.

В целом этот анализ позволяет говорить о существенных различиях как между образцами разных экотипов, так и между образцами одного экотипа.

Заключение

На основании сравнительного изучения пыльцы образцов *Hippophaë rhamnoides* различных экотипов в условиях Нижегородской обл. выявлены следующие ее биологические особенности. Наиболее оптимальной средой для проращивания пыльцы является питательная среда, включающая агар-агар — 1 %, сахарозу — 15 %, с добавлением $CaCl_2$ и H_3BO_3 в концентрации $3 \cdot 10^{-5}$ %. Прорастание большинства пыльцевых зерен на среде Транковского продолжается 16—22 ч. Размеры пыльцы являются видовой характеристикой *H. rhamnoides* и варьируют от 18.8 до 39.2 мкм. Жизнеспособность пыльцевых зерен исследуемых образцов, в зависимости от используемого метода, составляет от 13.2 до 98.2 %. По всем изученным показателям пыльца *H. rhamnoides* имеет существенные различия как между образцами одного экотипа, так и между образцами разных экотипов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский Д. Б. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых растений // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 7. С. 890—897.

Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятов А. Г. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы н методы. М., 2004. 312 с.

Бородина Н. А. Особенности цветения облепихи весной 1972 года // Тр. Горьковского сельхоз. ин-та. 1974. Т. 77. С. 84 — 89.

Бессчетнов В. П. Специфика фенологии облепнхи крушиновидной различного происхождения в связи с адаптационнымн процессами // Сб. науч. тр. «Биология, селекция и агротехника плодовых и ягодных культур». Горький, 1987. С. 14 — 21.

Бритиков Е. А. Биологическая роль пролина. М., 1975. 88 с.

Бритиков Е. А., Мусатова Н. А. Накопление свободного пролина в пыльце // Физиол. раст. 1964. Т. 11. Вып. 2. С. 461—472.

Голубинский И. Н. Бнология прорастания пыльцы. Киев, 1974. 368 с.

Грант В. Видообразование у растений. М., 1984. 528 с.

Жамсран Ц. Биология облепихи крушиновндной Северной Монголии: Автореф. дис. канд. биол. ... наук. Иркутск, 1971. 20 с.

Ильина Н. А. Особенности опыления облепихи в Челябинской области // Бюл. Всес. ин-та растенисводства нм. Н. И. Вавилова., 1982. Вып. 118. С. 70—71.

Ильина Н. А. Развитие цветочных почек у облепихи в условиях Челябинска // Сб. науч. тр. «Физиология, экология и агротехника садовых культур». Новосибирск, 1985. С. 107—115.

Камелина О. П., Проскурина О. Б. Семейство *Elaeagnaceae* // Сравиительная эмбриология цветковых растений. *Davidiaceae — Asteraceae*. Л., 1987. С. 105—110.

Касимовская И. А. Оценка сортов облепихи в условиях центрально-черноземного региона: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Мичуринск, 2004. 28 с.

Кондорская В. Р. Морфология тычиночного цветка и развитие мужского гаметофита облепихи // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. 1967. № 4. С. 69—75.

Кондорская В. Р. Анатомо-морфологнческое исследование облепихи (*Hippophaë rhamnoides* L.): Автореф. дис. ... канд. бнол. наук. М., 1973. 21с.

Кондрашов В. Т., Соколова Е. П. О новых вилтоустойчивых формах облепихи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. I. С. 146—153.

Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на прнмере семейства *Pinaceae* на Урале). М., 1973. 283 с.

Паушева З. П. Практикум но цитологин растений. М., 1988. 304 с.

Проскурина О. Б. Эмбриология семейства *Elaeagnaceae*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1990. 18 с.

Соколова Е. П., Кондрашов В. Т. Биологические особенности опылителей облепихи, перспективных для центральной черноземной зоны // Сб. науч. тр. Горьк. с.-х. ин-та «Биология, селекция и агротехника облепихи». Горький, 1988. С. 64—70.

Тихменев Е. А. О жизнеспособности пыльцы арктических злаков // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 10. С. 1520—1524.

SUMMARY

The results of a study of pollen dimensions and viability in *Hippophaë rhamnoides* of different ecotype are given. The optimal nutrient medium for germination of the pollen is a modified Trankovsky nutrient medium of the following content: agar-agar 1 %, sucrose 15 %, with addition of $CaCl_2$ and H_3BO_3 in the concentration of $3 \cdot 10^{-5}$ %. The germination of the *H. rhamnoides* pollen grains on the Trankovsky nutrient medium takes 16—22 hours. The dimensions of the pollen are species-specific characteristics of *H. rhamnoides* and vary from 18.8 µm to 39.2 µm. The viability of the pollen of the studies specimens varies from 13.2 % to 98.2 % depending on the method used.

УДК 581.331.2 : 582.951.4 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 12

© **А. М. Айрапетян**

МОРФОЛОГИЯ ПЫЛЬЦЫ ДВУХ ВИДОВ РОДА *SCLEROPHYLAX* (*SCLEROPHYLACACEAE*)

A. M. HAYRAPETYAN. POLLEN MORPHOLOGY OF TWO SPECIES OF THE GENUS *SCLEROPHYLAX* (*SCLEROPHYLACACEAE*)

Инстнтут ботаники Национальной академии наук Республнки Армения
0063, Армения, Ереван, Аван-63, ул. Ачаряна, 1
Факс (374 10) 62 82 11
E-mail: alla63_03@mail.ru
Поступила 16.05.2007
Окончательный вариант получен 20.05.2008

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена морфология пыльцевых зерен 2 видов рода *Sclerophylax* Miers из монотипного сем. *Sclerophylacaceae* Miers: *S. cynocrambe* Griseb. и *S. hunzikeri* Di Fulvio. Полученные палиноморфологические данные в сочетании с имеющейся литературой указывают на целесообразность включення этого небольшого семейства в состав сем. *Solanaceae* в ранге отдельного подсемейства или трибы.
Ключевые слова: пыльцевые зерна, палиноморфология, *Sclerophylacaceae*, *Solanaceae*.

Род *Sclerophylax* Miers был описан в 1848 г. в пределах монотипного сем. *Sclerophylacaceae* (Miers, 1848 : 57, «*Sclerophylaceae*»).

В состав рода включают 12—17 южноамериканских видов, встречающихся преимущественно на территории Аргентины, один вид — *S. lorentzianus* O. Hoffm. — произрастает в Уругвае, и, наконец, *S. spinescens* Miers — на территории Парагвая (Di Fulvio, 1961, 1999; Gereau, 1993). Представители рода — в основном сукку-

лентные галофиты с супротивными листьями и одиночными верхушечными сидячими цветками. Чашечка после цветения остающаяся, разрастающаяся, окружает 1—3-семенные плоды.

Многими авторами до сих пор отмечается неясность систематического положения рода. Практически всеми исследователями подчеркивается его близость с представителями сем. *Solanaceae*. Однако спор о его статусе ведется до настоящего времени.

G. Bentham, J. Hooker (1876) рассматривают данный род в составе трибы *Salpiglossideae* сем. *Solanaceae* Juss. R. von Wettstein (1895), давая трибальное и подтрибальное подразделение сем. *Solanaceae*, принимает род *Sclerophylax* в пределах подтрибы *Nicotianinae* трибы *Cestreae*. Схожего мнения иридерживается R. Thorne (1983), разместивший, однако, данный род уже на уровне отдельного подсем. *Sclerophylacoideae* в семействе пасленовых.

Один из крупнейших исследователей сем. *Solanaceae*, W. G. D'Arcy, в своих работах по систематике и таксономии пасленовых первоначально включал род *Sclerophylax* в состав сем. *Solanaceae* (D'Arcy, 1979, 1986), однако позже (D'Arcy, 1991) разместил его в отдельном списке родов, «ранее входящих в *Solanaceae*».

A. Hunziker (1979, 2001) также принимает *Sclerophylax* вне *Solanaceae*, взяв за основу специфичность типа плацентации, а также — типа плода (карцерула). Как и D'Arcy, автор, как правило, приводит данный род в отдельных списках в конце своих обработок по сем. *Solanaceae*, в пределах монотипного сем. *Sclerophylacaceae*. А. Л. Тахтаджян (1987, 1997) помещает *Sclerophylacaceae* в порядке *Solanales* как отдельное, близкое к *Solanaceae*, семейство.

Данные по пыльце рода довольно малочисленны. В своих первоописаниях трех видов *Sclerophylax* автор рода J. Miers приводит краткие данные по морфологии пыльцевых зерен, описывая их как 3-сулькатные (1848: 18). За период XX столетия известны лишь две работы по изучению особенностей морфологии пыльцы данного рода. Первая из них — статья T. Di Fulvio (1961), посвященная исследованию рода *Sclerophylax*, и в том числе с палинологической точки зрения. Принимая в объеме данного рода 12 видов, автор дает общую палиноморфологическую характеристику всего рода (на уровне светового микроскопа), в целом описывая пыльцу как 3-бороздно-оровую с сетчатой скульптурой экзины. Вторая работа посвящена исследованию пыльцы трибы *Cestreae* (на уровне сканирующего электронного микроскопа), в которой приводится также описание пыльцы вида *S. caducifructus* Di Fulvio (Gentry, 1986).

Материал и методика

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов изучена морфология пыльцы двух видов рода *Sclerophylax* Miers: *S. cynocrambe* Griseb. и *S. hunzikeri* Di Fulvio.

В работе использован пыльцевой материал, полученный из гербария Royal Botanic Gardens, Kew, England, Great Britain (**K**). Для изучения пыльцы на световом микроскопе (PZO, Warszawa) применялся метод окрашивания основным фуксином (Смольянинова, Голубкова, 1950), а также упрощенный ацетолизный метод (Аветисян, 1950). Изучение на сканирующем электронном микроскопе (Jeol, JSM-6390) проводилось в кабинете электронной микроскопии Лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН. Обработка пыльцевых

зерен для исследования на СЭМ проводилась методом вакуумного напыления золотом.

Изучены образцы: *S. cynocrambe* Griseb.: Argentina, N 15152, Hunzikrer A. T., 20.03.1960 (K); *S. hunzikeri* Di Fulvio: Argentina, N 10654, Hunzikrer A. T., 04.02.1955 (K).

Результаты и обсуждение

Sclerophylax cynocrambe Griseb. (табл. I, *1—6*; II, *1—6*; V, *1*, *2*). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, сплющенно-сфероидальные или почти сфероидальные; в очертании с полюса округло-треугольные. Полярная ось (P) 22.3—23.5 мкм, экваториальный диаметр (E) 24.1—27.2 мкм. Борозды длинные, широкие, со слегка неровными краями, к концам слегка сужены, концы закругленные или слабо заостренные. Диаметр апокольпиумов 4.0—4.5 мкм, ширина мезокольпиумов 16.5—18.0 мкм. Оры крупные (10.5—11.2 мкм), широкоэллипсоидальной формы, края ор окаймленные (табл. I, *3*, *4*). Экзина тонкая, 1.28—1.32 мкм, столбчатый слой эктэкзины слабо выражен; к бороздам эктэкзина слегка утолщается и приподнимается. Скульптура экзины разноячеисто-сетчатая, ячеи сетки угловатые или угловато-округлые, крупнее на мезокольпиумах (табл. I, *6*).

При исследовании с помощью СЭМ скульптура бороздной мембраны выглядит как густо разнобородавчатая, при этом более крупные бородавки расположены ближе к экваториальной области (табл. II, *4*). Стенки ячей сетки прямые, конусообразно расширяются к основанию. Дно ячей неровное, покрыто многочисленными перфорациями, встречающимися также и в нижней части стенок ячей, отчего конусообразные стенки выглядят ребристыми (табл. II, *5*, *6*; V, *1*, *2*).

S. hunzikeri Di Filvio (табл. III, *1—6*; IV, *1—6*; V, *3*, *4*). Пыльцевые зерна 3-бороздно-оровые, широкоэллипсоидальной или почти сфероидальной формы, в очертании с полюса округло-треугольные. Полярная ось (P) 18.2—22.8 мкм, экваториальный диаметр (E) 17.8—21.5 мкм. Борозды не очень длинные, неширокие, к концам резко сужены, окаймленные (табл. III, *2*), края ровные, концы заостренные. Диаметр апокольпиумов 5.2—5.9 мкм, ширина мезокольпиумов 14.2—15.5 мкм. Оры крупные, овальной или почти округлой формы (8.8—9.0 мкм), края ор окаймленные (табл. III, *3*, *5*). Экзиıа 1.35—1.40 мкм, столбчатый слой эктэкзины слабо выражен; к бороздам эктэкзина слегка утолщается и приподнимается. Скульптура экзины разноячеисто-сетчатая, ячеи сетки крупнее на мезокольпиумах (табл. III, *6*).

При исследовании с помощью СЭМ скульптура мембран борозд густо разнобородавчатая, бородавки крупнее в области ор (табл. IV, *4*). Скульптура экзины в целом схожа со скульптурой предыдущего вида, однако в данном случае конусовидность стенок ячей менее выражена, сами стенки несколько у́же, волнистые и более ребристые (табл. IV, *5*, *6*; V, *3*, *4*).

Анализ полученных палиноморфологических данных в сочетании со сведениями, полученными из литературных источников, показал, что в целом пыльца рода *Sclerophylax* характеризуется как 3-длиннобороздно-оровая, с сетчатой скульптурой экзины. Этот тип пыльцевых зерен отмечен также для целого ряда видов из родов сем. *Solanaceae*, а именно: *Melananthus* Walp., *Protoschwenkia* Solered., *Schwenckia* L. из подсем. *Cestroideae* (Gentry, 1979; Айрапетян, 1992; Stafford,

Knapp, 2006), *Trianaea* Planch. et Linden из подсем. *Juanulloideae* (Persson et al., 1994), *Atropa* L., *Hyoscyamus* L., Przewalskia Maxim. из подсем. *Solanoideae* (Punt, Monna-Brands, 1980; Zhang Zhi-yu et Lu An-ming, 1984; Айрапетян, 1992, 2002), *Salpiglossis* Ruiz et Pav. из подсем. *Salpiglossoideae* (Heusser, 1971; Gentry, 1979). Таким образом, можно говорить о значительной близости обоих семейств по морфологическому типу пыльцы.

Пыльцевые зерна обоих изученных нами видов характеризуются наличием довольно тонкой экзины (до 1.4 мкм), вследствие чего строение столбчатого слоя на световом микроскопе довольно трудно различимо. Исследования структуры экзины пыльцевых зерен на сколах в СЭМ, проведенные J. L. Gentry (1986) для вида *S. caducifructus* (при увеличении в 15 000 раз), показали, что эктэкзиновый слой состоит из толстого и плотного перфорированного покрова и отдельных расставленных столбиков, иногда раздваивающихся на концах. По мнению Gentry, именно наличие у пыльцы вида *S. caducifructus* этих иногда раздваивающихся на концах столбиков, не отмеченных автором у других изученных им представителей *Cestreae*, является основным аргументом для выделения рода *Sclerophylax* в объеме отдельного сем. *Sclerophylacaceae*, но не размещения его в пределах сем. *Solanaceae*. По нашему мнению, отмеченная Gentry специфичность столбчатого слоя на общем фоне значительного сходства обоих семейств по морфологическому типу пыльцы указывает, скорее всего, на целесообразность включения этого небольшого семейства в состав сем. *Solanaceae* в ранге отдельного подсемейства или трибы.

Благодарности

Автор статьи приносит благодарность руководству и сотрудникам гербария Royal Botanic Gardens, Kew, England, Great Britain (K) за предоставленный пыльцевой материал по роду *Sclerophylax*.

Работа выполнена при поддержке National Foundation of Science and Advanced Technologies (Республика Армения) в рамках проекта ISIA 05-02.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян Е. М. Упрощенный ацетолизный метод обработки пыльцы // Бот. журн. 1950. Т. 35. № 4. С. 385—387.

Айрапетян А. М. Палиноморфология семейства *Solanaceae* Juss. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ереван, 1992. 25 с.

Айрапетян А. М. Палинологические данные к подсемейству *Solaniodeae* (*Solanaceae*) // Флора, растительность, растительные ресурсы Армении. 2002. Вып. 14. С. 118—130.

Смольянинова Л. А., Голубкова В. Ф. К методике исследования пыльцы // Докл. АН СССР. 1950. Т. 75. № 1. С. 125—126.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Bentham G., Hooker J. D. Genera plantarum. Vol. 2 (2). London, 1876. P. 912—913.

D'Arcy W. G. The classification of *Solanaceae* // J. G. Hawkes, R. N. Lester, A. D. Skelding (eds). The Biology and taxonomy of the *Solanaceae*. London, 1979. P. 3—48.

D'Arcy W. G. The genera of *Solanaceae* and their types // *Solanaceae* Newsletter. 1986. Vol. 2. N 4. P. 10—33.

D'Arcy W. G. The *Solanaceae* since 1976, with a review of its biogeography // J. G. Hawkes, R. N. Lester, M. Nee, N. Estrada. *Solanaceae* III: taxonomy, chemistry, evolution. Royal Botanic Gardens, Kew, 1991. P. 75—137.

Di Fulvio T. E. El genero *Sclerophylax* (*Solanaceae*) // Kurtziana. 1961. T. 1. P. 9—103.

Di Fulvio T. E. Una nueva especie de *Sclerophylax* (*Sclerophylacaceae*) // Kurtziana. 1999. T. 27 (1). P. 243—246.

Gentry J. L., jr. Pollen studies in *Solanaceae* and *Nolanaceae* // Second Intern. Symp. on the biology and systematics of the *Solanaceae*. St. Louis, Missouri, 1982. Abstracts. P. 30.

Gentry J. L., jr. Pollen morphology of the *Salpiglossideae* (*Solanaceae*) // J. G. Hawkes, R. N. Lester, A. D. Skelding (eds). The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. Linnean Soc. Symp. London, 1979. Vol. 7. P. 327—334.

Gentry J. L., jr. Pollen studies in the *Cestreae* (*Solanaceae*) // W. D'Arcy (ed.). *Solanaceae*: biology and systematics. New York, 1986. P. 138—158.

Gereau R. E. The identity of *Tetragonia horrida* Britton // Taxon. 1993. Vol. 42. P. 411—412.

Heusser C. I. Pollen and spores of Chile. Modem types of the *Pteridophyta*, *Gymnospermae* and *Angiospermae*. Tucson. Ariz., 1971. 167 p.

Hunziker A. T. South American *Solanaceae*: a synoptic survey // J. G. Hawkes, R. N. Lester, A. D. Skelding (eds). The biology and taxonomy of the *Solanaceae*. Linn. Soc. Symp. Series. London, 1979. Vol. 7. P. 49—86.

Hunziker A. T. Genera *Solanacearum*. The genera of *Solanaceae* illustrated, arranged according to a new system. Ruggell, Germany, 2001. 500 p.

Miers J. Contributions to the botany of South America: *Sclerophylax* // London. J. Bot. 1848. Vol. 7. P. 17—26, 57—58.

Persson V., Knapp S., Blackmore S. Pollen morphology and systematics of tribe *Juanulloeae* A. T. Hunziker // Rev. Palaeobot. Palynol. 1994. Vol. 83. P. 1—30.

Punt W., Monna-Brands M. Solanaceae // W. Punt, G. C. S. Clarke (eds). The Northwest European pollen flora, II. 1980. Parts 8—20. P. 1—30.

Stafford P., Knapp S. Pollen morphology and systematics of the zygomorphic-flowered nightshades (*Solanaceae*; *Salpiglossideae* sensu D'Arcy, 1978 and *Cestroideae* sensu D'Arcy, 1991, pro parte): a review // Systematic and biodiversity. 2006. Vol. 4. N 2. P. 173—201.

Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 663 p.

Thorne R. F. Proposed new realignments in the angiosperms // Nordic J. Bot. 1983. Vol. 3. P. 85—117.

Wettstein R. von. Solanaceae. // A. Engler, K. Prantl. Die naturlichen Pflanzenfamilien. 1895. Bd 4. Abt. 3b. S. 4—38.

Zhang Zhi-yu, Lu An-ming. Pollen morphology of the subtribe *Hyoscyaminae* (*Solanaceae*) // Acta Phytotax. Sinica. 1984. Vol. 22. N 3. P. 176—180.

SUMMARY

The study of the pollen morphology of two species from the genus *Sclerophylax* Miers (*S. cynocrambe* Griseb. and *S. hunzikeri* Di Fulvio) of the family *Sclerophylacaceae* has been carries out by means of light (LM) and scanning electron (SEM) microscopes. The pollen grains of both investigated species are small or medium, 3-colp-orate, colpi long, oras elliptic or almost spherical; ornamentation is reticulate, the lumina are irregular and larger at mesocolpia.

According to the data obtained and to some published sources, the morphological type of pollen grains of the family *Sclerophylacaceae* representatives have significant similarity to those of the family *Solanaceae*. In our opinion, the available information speaks well for separating this small group not at the rank of a family, but as a subfamily or a tribe within the family *Solanaceae*.

УДК 582.542.1 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 12

© Н. Н. Носов, А. В. Родионов

МОЛЕКУЛЯРНО-ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ ПРЕДСТАВИТЕЛЯМИ РОДА *POA* (*POACEAE*)

N. N. NOSOV, A. V. RODIONOV. MOLECULAR PHYLOGENETIC STUDY OF RELATIONSHIPS BETWEEN MEMBERS OF THE GENUS *POA* (*POACEAE*)

Ботаннческий институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: plantcaryo@gmail.com
Поступила 21.06.2007
Окончательный вариант получен 20.05.2008

С помощью молекулярно-филогенетического анализа последовательностей района ITS1-5.8S рДНК-ITS2 ядерных генов рРНК исследованы взаимоотношения между некоторыми видами рода *Poa* L. Результаты анализа секвенированных нами и другими исследователями ITS-последовательностей (всего 41 вид и несколько подвидов *Poa*) с последовательностями ITS других представителей трибы *Poeae* не противоречат представлению, что подрод *Poa* s. str. монофилетичен, а относящийся к подроду *Arctopoa P. schischkinii* группируется с видами других родов трибы *Poeae*, что согласуется с мнением Н. С. Пробатовой, выделившей подрод *Arctopoa* в отдельный род. Виды типовой секции *Poa* имеют ITS-последовательности, близкие к анцестральным последовательностям ITS рода *Poa*, и не несут каких-либо характерных только для видов этой секции мутаций или делеций. Среди них особое положение занимает *P. arctica*, родственный большой группе тетраплоидных мятликов, эндемичных для Новой Зеландии. Остается неясным положение *Homalopoa* и *P. ramosissima* (sect. *Parodiochloa*). Остальные исследованные виды *Poa*, судя по ITS, разделяются на 6 монофилетических клад: (1) sect. *Ochlopoa*, (2) sect. *Pandemos* (=*Coenopoa*), (3) sect. *Alpinae* + sect. *Bolbophorum*, (4) группа видов секций *Stenopoa* + *Tichopoa* + *Oreinos* + *Secundae* и (5—6) две группы новозеландских видов. По сравнению с традиционными схемами виды секций *Alpinae* и *Bolbophorum* по ITS не показывают близкого родства с типовой секцией *Poa*. Очень однородной по последовательностям ITS является группа видов, относимых к секциям *Stenopoa*, *Tichopoa*, *Oreinos* и *Secundae*. *P. abbreviata* (sect. *Abbreviatae*) не показывает достоверного родства с секцией *Stenopoa*, как в системах на основе исследования хлоропластных генов, а имеет ITS, сходные с ITS типовой секции *Poa*.

Ключевые слова: *Poaceae*, молекулярная филогения, геносистематика, эволюция геномов.

Род *Poa* является крупнейшим родом в семействе Злаки, насчитывая, по последним данным, около 575 видов (Clayton, Renvoize, 1986; Gillespie, Soreng, 2005). Виды этого рода распространены по всему земному шару. Некоторые из видов — космополиты, например *P. annua* L. — один из немногих видов, найденных за полярным кругом как в Арктике, так и в Антарктике (Костина, 1995; Frenot et al., 2005). В то же время отмечается и высокий эндемизм представителей *Poa*. Например, в Малайзии найдено 34 эндемичных вида, в Австралии — 36, в Новой Зеландии — 34, причем только 2 или 3 аборигенных вида — общие для этих регионов (Gillespie, Soreng, 2005). Некоторые виды *Poa*, такие как *P. palustris*, *P. trivialis*, *P. pratensis*, имеют хозяйственное значение: как кормовые и газонные растения.

Систематика рода до сих пор служит предметом дискуссий (Цвелёв, 1974, 1976б; Soreng, 1998; Олонова, 1983, 1990, 2006а, б; Пробатова, 2003; Gillespie, Soreng, 2005; Zhu et al., 2006). Традиционно род *Poa* относят к трибе *Poeae* подсем. *Pooideae*. Представители рода отличаются преимущественно безостыми и килеватыми нижними цветковыми чешуями, пучком длинных извилистых волосков в основании нижних цветковых чешуй, который может иногда отсутствовать, некоторыми признаками анатомии листовой пластинки. Однако существуют виды, относимые к *Poa*, но не имеющие этих типичных морфологических признаков. Укажем, например, на *Poa* subgen. *Andinae* с хорошо развитыми остями нижних

цветковых чешуй. Есть и много мелких родственных родов (преимущественно эндемичных), в отношении которых нет устоявшихся воззрений. В самом роде много сложных в таксономическом плане секций, групп родства (*Poa* aggr. *pratensis*, *Poa* aggr. *palustris*, *P. glauca*). Некоторые из видов и секций имеют неясное родство, такие как sect. *Alpinae*, неоднократно сближаемые с sect. *Poa* или, напротив, отделяемые от этой секции, *P. bulbosa*, *P. trivialis* и др. (Ascherson, Graebner, 1900; Nannfeldt, 1934; Nannfeldt, 1935; Цвелёв, 1976б; Edmondson, 1980; Soreng, 1990; Soreng, 1998; Zhu et al., 2006). К тому же многие виды *Poa* — апомикты и полиплоиды гибридогенного происхождения (Цвелёв, 1976а, б). Существует предположение, что весь род представляет собой единый гибридогенный полиплоидный комплекс (Stebbins, 1950; см. также Олонова, 2001, 2006а, б).

Некоторые проблемы систематики и филогении видов *Poa* можно попробовать разрешить с помощью молекулярно-филогенетических методов, основанных на сравнительном анализе последовательностей ДНК различных генов, интронов и спейсеров (межгенных участков) ядерного и хлоропластного геномов. Последовательности генов и спейсеров можно использовать для реконструкции родства на разных уровнях, а при сравнении последовательностей разных ядерных и хлоропластных генов и межгенных участков и обнаружении несоответствия схем можно выявлять случаи возможной гибридизации (Антонов, 2006).

На сегодняшний день одним из основных методов молекулярно-филогенетического анализа на внутриродовом уровне является анализ внутренних транскрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 кластера рибосомных генов ядерного генома. ITS1 находится между генами 18S и 5.8S рРНК, ITS2 — между генами 5.8S рРНК и 26S рРНК (обзор: Антонов, 2006). Среди *Poaceae* ITS-последовательности подробно изучены у *Zea* (Buckler, Holtsford, 1996), *Helictotrichon* (Grebenstein et al., 1998), *Festuca* (Catalán et al., 2004), *Dupontia* (Brysting et al., 2004), *Hordeum* (Blattner, 2004), *Avena* (Родионов и др., 2005б; Nikoloudakis et al., 2008), *Deschampsia* (Fernandez Souto et al., 2006) и некоторых других таксонов. Филогенетические схемы, построенные по молекулярным признакам, как правило, согласуются с заключениями, сделанными на основании сравнительно-морфологического анализа, но с некоторыми уточнениями; конфликты между схемами, полученными разными методами, часто свидетельствуют об интрогрессивной гибридизации видов (Davis, Soreng, 1993; Kellogg et al., 1996; Mason-Gamer, Kellogg, 2000; Soreng, Davis, 2000). В любом случае желательны сравнение полученных схем с морфологическими данными и критический анализ (Шнеер, 2005; Антонов, 2006).

Родственные взаимоотношения родов *Poeae* с низкими хромосомными числами исследуются в работах А. В. Родионова с соавт. (Ким и др., 2004; Родионов и др., 2005а; 2007) и В. В. Коцеруба (Kotseruba et al., 2005); других эндемичных родов, близких к *Poa*, — в работах R. J. Soreng (Soreng, 1990) и других авторов (Gillespie, Boles, 2001; Brysting et al., 2004; Hunter et al., 2004; Gillespie, Soreng, 2005). Предыдущие работы по молекулярной филогении *Poa* основаны на изучении хлоропластных (Stoneberg Holt et al., 2004; Patterson et al., 2005) и некоторых ядерных генов, таких как *trx* и *CDO504* (Patterson et al., 2005); для 9 видов мятликов из Канадской Арктики исследовался и район ITS1 — ген 5.8S рРНК — ITS2 (Brysting et al., 2004). На эти работы мы и опираемся при сравнении с данными анализа ITS-последовательностей. В нашей работе впервые секвенированы и проанализированы ITS-последовательности и гены 5.8S рРНК 14 видов *Poa* флоры России. Мы сопоставили их с последовательностями ITS всех исследованных в этом отношении видов *Poa* и нескольких родственных видов.

Материал и методика

Нами был секвенирован участок ITS1 — ген 5.8S рРНК — ITS2 у 14 видов *Poa*, собранных на территории России: *P. angustifolia* L. — Санкт-Петербург, пос. Комарово, ул. Курортная, заросли кленового подроста. Собр. 30 VIII 2004, опр. Носов Н. Н.; *P. botryoides* (Trin. ex Griseb.) Roshev. — Горный Алтай, у заставы «Челябинская Казачья», степь. Собр. 21 VIII 2006, Родионов А. В., Нунина Е. О. Опр. Цвелёв Н. Н., Носов Н. Н.; *P. bulbosa* L. — Соловецкий архипелаг, о-в Большой Соловецкий, обочина дороги на Большую Муксалму. Собр. 1 VII 2005, Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В. Опр. Носов Н. Н.; *P. chaixii* Vill. — Санкт-Петербург, окрестности пос. Репино, около Приморского шоссе, сосняк. Собр. 4 VIII 2005, опр. Носов Н. Н.; *P. compressa* L. — Ленинградская обл., г. Выборг. Обочина дороги. Собр. 5 VIII 2004, опр. Носов Н. Н.; *P. krylovii* Roshev. — Горный Алтай, р. Чарыш, у воды. Собр. 2 IX 2006, Родионов А. В., Пунина Е. О. Опр. Цвелёв Н. Н.; *P. palustris* L. — Санкт-Петербург, пос. Комарово, ул. Кавалерийская, сырой лес. Собр. 9 VIII 2004, опр. Носов Н. Н.; *P. pratensis* L. (северная дерновинная раса) — Архангельская обл., северо-восточное побережье Онежского залива, окрестности дер. Пурнема, вдоль дороги на гору Камениха. Собр. 30 VI 2005, Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В. Опр. Носов Н. Н.; *P. pratensis* subsp. *alpigena* (Blytt.) Hiit. — Архангельская обл., северо-восточное побережье Онежского залива, окрестности дер. Пурнема, сосновый лес на склоне горы Камениха. Собр. Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В. 30 VI 2005. Опр. Цвелёв Н. Н., Носов Н. Н.; *P. remota* Forsell. — Ленинградская обл., Волосовский р-н, на границе с Гатчинским р-ном, между пос. Калитино и Выра, около бывшей дер. Большое Заречье, сырой ельник. Собр. 7 IV 2005, опр. Конечная Г. Ю., Ефимов П. Г.; *P. schischkinii* Tzvel. — Горный Алтай, Чуйская степь, урочище Актал, берег р. Юстыт. Собр. 3 IX 2004, Родионов А. В., Пунина Е. О., Дьяченко С. А. Опр. Пунина Е. О., Цвелёв Н. Н., Носов Н. Н.; *P. supina* Schrad. — Соловецкий архипелаг, о-в Большая Муксалма, лес у берега Белого моря. Собр. 25 VI 2005, Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В. Опр. Цвелёв Н. Н.; *P. tanfiljewii* Roshev. — Архангельская обл., северо-восточное побережье Онежского залива Белого моря, окрестности дер. Пурнема, обрывистый склон у р. Вейга. Собр. 1 VII 2005, Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В. Опр. Цвелёв Н. Н.; *P. tianschanica* (Regel) Hack. ex O. Fedtsch. — Горный Алтай, пос. Акташ, дорога к руднику, лесной пояс. Собр. 30 VIII 2004, Родионов А. В., Пунина Е. О., Дьяченко С. А. Опр. Цвелёв Н. Н.; *P. veresczaginii* Tzvel. — Горный Алтай, дорога на перевал Акколь, h = 2592 м. Собр. 26 VIII 2006, Райко М. П. Опр. Цвелёв Н. Н.

Последовательности, взятые в анализ из международного банка данных GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites/), приведены в табл. 1.

Выделение геномной ДНК производилось по методу J. J. Doyle, J. L. Doyle (1987) с незначительными модификациями (Родионов и др., 2005). Для амплификации использовались праймеры ITS1F (Gardes, Brunes, 1993), ITS1P (Ridgway et al., 2003) и ITS4 (White et al., 1990). Полимеразная цепная реакция была проведена по стандартным методикам на амплификаторах PCR-Sprint (Hybaid inc., UK) и MiniCycler (фирма MJ Research, USA). Параметры циклов амплификации: 1 цикл: 10 мин 94 °C; 35 циклов: 1 мин 94°C; 1 мин 48°C; 1 мин 72°C; 1 цикл: 1 мин 72°C. Секвенировали последовательности с использованием терминирующих реакцию аналогов нуклеотидов (Sanger et al., 1977). В работе использованы флуоресцентно меченные 2′,3′-дидезоксинуклеозидтрифосфаты набора Big Dye Terminator Kit v.2.0 (PerkinElmer Life Sciences, Inc., Boston, USA). Секвенирующая ПЦР производилась на автоматическом секвенаторе ABI Prizm 377 (Applied Biosystems, War-

ТАБЛИЦА 1

Исследованные образцы, источники материала и № нуклеотидных последовательностей ITS1— 5.8S rDNA — ITS2 в GenBank (http://www.ncbi.nlm.nih.gov/sites)

Образец	Номер последовательности в GenBank и происхождение образца	Авторы
	Subgen. *Poa*	
	Sect. *Poa*	
Poa angustifolia L.	Россия: Карельский перешеек: Комарово	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
P. arctica R. Br.	AY237842, Canada	Brysting et al., 2004
P. pratensis L. cv. Midnight	AF171183, USA	Gaut et al., 2000
P. pratensis L. cv. Midnight12.3	AF171182, USA	Те же
P. pratensis L. WS	Россия: Архангельская обл., Онежский п-ов: Пурнема	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
P. pratensis subsp. *alpigena* (Blytt) Hiit. (1)	AY237834, Norge	Brysting et al., 2004
P. pratensis subsp. *alpigena* (Blytt) Hiit. (2)	AY237833, Norge	Те же
P. pratensis subsp. *alpigena* (Blytt) Hiit. WS	Россия: Архангельская обл., Онежский п-ов: Пурнема	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
P. tianschanica (Regel) Hack. ex O. Fedtsch.	Россия: Горный Алтай	Носов Н. Н., Родионов А. В.
P. veresczaginii Tzvel.	Россия: Горный Алтай	Те же
	Sect. *Stenopoa* Dumort.	
P. botryoides (Trin. ex. Griseb.) Roshev.	Россия: Горный Алтай	Носов Н. Н., Родионов А. В.
P. glauca Vahl	AY237839	Brysting et al., 2004
P. krylovii Roshev.	Россия: Горный Алтай	Носов Н. Н., Родионов А. В.
P. palustris L.	EF555592, Россия: Карельский перешеек: Комарово	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
P. tanfiljewii Roshev.	Россия: Онежский п-ов: Пурнема	Те же
	Sect. *Ochlopoa* Asch. & Graebn.	
P. annua L. (1)	AY830452, Tasmania: Hobart	Mackenzie A. M., Skotnicki M. L., Selkirk P. M. (не опубл.)
P. annua L. (2)	AY830451, Germany: Bonn	Те же
P. annua L. (3)	AY830450, Australia: Macquarie Island, Green Gorge	» »
P. annua L. (4)	AY830449, Heard Island and McDonald Islands: Winston Lagoon, 3°6″ South, 72°30″ East	» »
P. annua L. (5)	AY830448, Heard Island and McDonald Islands: Stephensen's Lagoon	» »
P. annua L. (6)	AY830447, Kerguelen Archipelago	» »
P. infirma Kunth	AF393012, Spain: Zaragoza: La Jota	Torrecilla, Catalan, 2002
P. supina Schrad.	EF165099, Россия: Соловецкий архипелаг: о-в Б. Муксалма	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
	Sect. *Parodiochloa* (C. E. Hubb) Soreng & L. J. Gillespie	
P. ramosissima Hook. f.	AY686655, Новая Зеландия	Gardner R. C., Keeling J., de Lange P. J., Wright S. D., Cameron E. K. (не опубл.)

Образец	Номер последовательности в GenBank и происхождение образца	Авторы
	Sect. *Alpinae* (Nyman) Stapf	
Poa alpina L. var. *alpina*	AY237837	Brysting et al., 2004
P. alpina var. *vivipara* (L.) Arcang.	AY237836	Те же
P. alpina L.	AY327793, France	Hunter et al., 2004
	Sect. *Bolbophorum* Asch. & Graebn.	
P. bulbosa L.	Россия, Соловецкие острова: Б. Соловецкий о-в	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
	Sect. *Pandemos* Asch. & Graebn. (=*Coenopoa* Hyl.)	
P. trivialis L. (1)	AF532932, Spain: Lugo Sarria	Catalan et al., 2004
P. trivialis L. (2)	AJ240161, France	Charmet et al., 1997
P. trivialis L. (3)	AF171186, Pennsilvania, USA	Gaut et al., 2000
P. trivialis L. (4)	AF171185, Pennsilvania, USA	Те же
P. trivialis L. (5)	AF171184, Pennsilvania, USA	» »
	Sect. *Oreinos* Asch. & Graebn.	
P. flexuosa Sm.	AY237838, Norge	Brysting et al., 2004
	Sect. *Abbreviatae* Nannf. ex. Tzvel.	
P. abbreviata R. Br.	AY237835, Canada	Brysting et al., 2004
	Sect. *Secundae* V. L. Marsh ex Soreng	
P. hartzii Gand. subsp. *ammophila* (A. E. Porsild) Soreng	AY237840, Canada	Brysting et al., 2004
P. hartzii Gand. subsp. *hartzii*	AY237840, Canada	Те же
	Sect. *Tichopoa* Asch. & Graebn.	
P. compressa L.	Россия: Выборг	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
	Sect. *Homalopoa* Dumort.	
P. chaixii Vill.	EF433458, Россия: Карельский перешеек: Репино	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
P. remota Forsell.	Россия: Ленинградская обл.: Выра	Те же
	Новозеландские виды	
P. acicularifolia J. Buch. subsp. *acicularifolia*	AY686667, New Zealand	Gardner R. C., Keeling J., de Lange P. J., Wright S. D., Cameron E. K. (не опубл.)
P. anceps Forst. f.	AY686666, New Zealand	Те же
P. astonii Petrie	AY686661, New Zealand	» »
P. breviglumis Hook. f.	AY686656, New Zealand	» »
P. buchananii Zotov	AY686654, New Zealand	» »
P. chathamica Petrie	AY686665, New Zealand	» »
P. cita Edgar	AY686669, New Zealand	» »
P. colensoi Hook. f.	AY686660, New Zealand: Mt. Taranaki	» »
P. colensoi Hook. f.	AY686663, New Zealand: Awahokomo	» »
P. colensoi Hook. f.	AY686664, New Zealand: Knobby Range	» »

Образец	Номер последовательности в GenBank и происхождение образца	Авторы
Poa dipsacea Petrie	AY686670, New Zealand	Gardner R. C., Keeling J., de Lange P. J., Wright S. D., Cameron E. K. (не опубл.)
P. imbecilla Sprengel in Berchel	AY686658, New Zealand	Те же
P. kirkii J. Buch.	AY686657, New Zealand	» »
P. litorosa Cheeseman	AY686662, New Zealand	» »
P. novae-zelandiae Hackel	AY686659, New Zealand	» »
P. spania Edgar et Molloy	AY686668, New Zealand	» »
P. subvestita (Hackel) Edgar	AY686671, New Zealand	» »
Subg. *Arctopoa* (Griseb.) Prob. Sect. *Aphydris* (Griseb.) Trin.		
P. schischkinii Tzvel. (*Arctopoa schischkinii* (Tzvel.) Probat.)	Россия: Алтай: Чуйская степь: берег р. Юстыт	Носов Н. Н., Ким Е. С., Родионов А. В.
Gen. *Austrofestuca* E. Aleks.		
Austrofestuca littoralis (Labill.) E. Aleks.	AY327791, New Zealand	Hunter et al., 2004.
Внешние группы		
Dupontia fischerii R. Br.	AY237874	Brysting et al., 2004
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	AY237843	Те же
Festuca ovina L.	AF532959, Spain	Catalan et al., 2004
Festucella eriopoda (Vickery) E. Aleks.	AY559122, Australia: New South Wales: Golburn	Hunter et al., 2004
Hookerochloa hookeriana (F. Muell. ex Hook. f.) E. Aleks.	AY559123, Australia: New South Wales, Nungan Plain	Те же
Paracolpodium altaicum (Trin.) Tzvel.	EF432735, Россия: Горный Алтай, Акташ	Родионов и др., 2007
Colpodium versicolor (Stev.) Schmalh.	AY497472, Россия: Кавказ, Теберда	Те же
Zingeria biebersteiniana (Claus) P. Smirn.	DQ910765, Россия: Поволжье: Волгоградская обл.: Рахинка	» »
Deschampsia flexuosa (L.) Beauv.	AY237913, Norge	Brysting et al., 2004
Agrostis capillaris L.	AY520820, Россия: Ленинградская область	Родионов и др., 2005
Calamagrostis epigeios (L.) Roth	AJ306448	Jacob S. S., Blattner F. R. (не опубл.)
Avena macrostachya Coss. et Dur.	AY520821	Родионов и др., 2005
Triticum monococcum L.	AJ301800	Rudnoy S., Lasztity D., Racz I., Bratek Z., Halasz K. (не опубл.)

rington, UK) на базе Научно-производственной фирмы «Омникс» (Санкт-Петербург, Россия).

Выравнивание полученных последовательностей выполнялось вручную и с помощью программы Clustal W (Thompson et al., 1994), входящей в пакет программ MEGA 3.1 (Kumar et al., 2004). Анализ матрицы данных проводился с помощью пакета программ MEGA 3.1; для расчета расстояний использовались модели Kimura 2 и p-distance (Nei, Kumar, 2000). Полученные деревья тестировались бутстрэп-методом с 1000 реплик (Felsenstein, 1985). Возможные вторичные структуры РНК рас-

считывали с помощью программы RNA Structure 3.1, работающей на основе алгоритма Zuker'a (Zuker et al., 1999), доступной на удаленном сервере по адресу http://bioinfo.math.rpi.edu/~mfold/rna/form1.cgi. При этом мы учитывали, что около 20 нуклеотидов 3′-конца молекулы 5.8S рРНК и 38 5′-терминальных нуклеотидов этой молекулы у всех эукариот и прокариот, взаимодействуя с 26S рРНК, формируют двунитевые структуры (спирали) (экспериментальное доказательство этого см. в работах: Walker et al., 1983; Peculis, Greer, 1998). Расположение, размеры и форма шпилек у нашей модели соответствуют так называемой «универсальной модели вторичной структуры 5.8S рРНК», предложенной J. C. Vaughn и соавт. (Vaughn et al., 1984). При построении модели в качестве 5.8S рРНК взята последовательность нуклеотидов, характерная для *Poa* sect. *Poa*, а в качестве 26S рРНК — последовательность *Oryza sativa* L. (локус RICRGHA — см.: Takaiwa et al., 1985), так как у *Poa* этот район генома еще не исследован.

Результаты и обсуждение

Секвенированные нами последовательности показывают, что длина гена 5.8S рРНК у мятликов равна 162 парам нуклеотидов. Длина ITS1 (от мотива TCGTGA до TTTAATCC) составляет 216 (часть *P. trivialis*), 217 (*Ochlopoa*, часть *Stenopoa*, *Tichopoa*, *Abbreviatae*), 218 (часть *Stenopoa* и *P. trivialis*, новозеландские высокополиплоидные мятлики), 219 (*P. ramosissima* и *P. schischkinii*) п. н. Длина ITS2 (от мотива YCAAACACG до YGACC) составляет 210 (секции *Stenopoa, Abbreviatae, Tichopoa, P. infirma,* часть *P. trivialis*), 211 (*P. chaixii*), 212 (вся sect. *Poa*, кроме *P. tianschanica, Homalopoa*, *Austrofestuca*, и группа высокополиплоидных новозеландских мятликов) или 213 (*Ochlopoa, Alpinae,* новозеландские тетраплоидные мятлики, часть *P. trivialis, P. tianschanica*). Длина выровненной последовательности ITS1 мятликов составляла 230 п. н., из которых 86 были изменчивы. Длина выровненной последовательности ITS2 — 215 п. н., из которых изменчивы 77. Сводные данные по изменчивым позициям ITS1 и ITS2 у исследованных представителей рода *Poa* приведены в табл. 2 и 3 (см. вклейку между с. 1944 и 1945). Поскольку 5.8S рДНК изменяется в ходе дивергенции таксонов очень медленно, а ITS-последовательности очень быстро, мы анализировали ITS и гены 5.8S рРНК раздельно.

Внутривидовая изменчивость ITS незначительна — р-расстояния между исследованными образцами одного вида *Poa* из географически удаленных мест варьировали от 0 до 0.7 %. В частности, из исследованных к настоящему времени 6 образцов *P. annua* из Германии, Австралии, Тасмании и субантарктических островов 5 имели ITS, идентичные между собой, и лишь ITS *P. annua* с архипелага Кергелен (Антарктика) отличался от них 2 заменами (CT на AC в 76—77 позициях выровненной последовательности ITS2) (табл. 3).

Полиморфизм ITS на межвидовом уровне в роде *Poa* заметно выше, хотя некоторые виды мятликов не различаются между собой (например: *P. cita — P. litorosa — P. chathamica; P. compressa — P. krylovii*); модальные р-растояния на межвидовом уровне составляют 2—5 %, но между видами разных секций они могут достигать 11—15 % (например: между секцией *Ochlopoa* и видами других секций). Молекулярно-филогенетический анализ с использованием разных методов расчета (связывания ближайших соседей, максимальной экономии, минимальной эволюции) дал принципиально сходные результаты. Полученные деревья в узлах с бутстрэп-индексами более 30 имели сходную топологию, поэтому мы приводим здесь только древо, построенное методом связывания ближайших соседей (рис. 1).

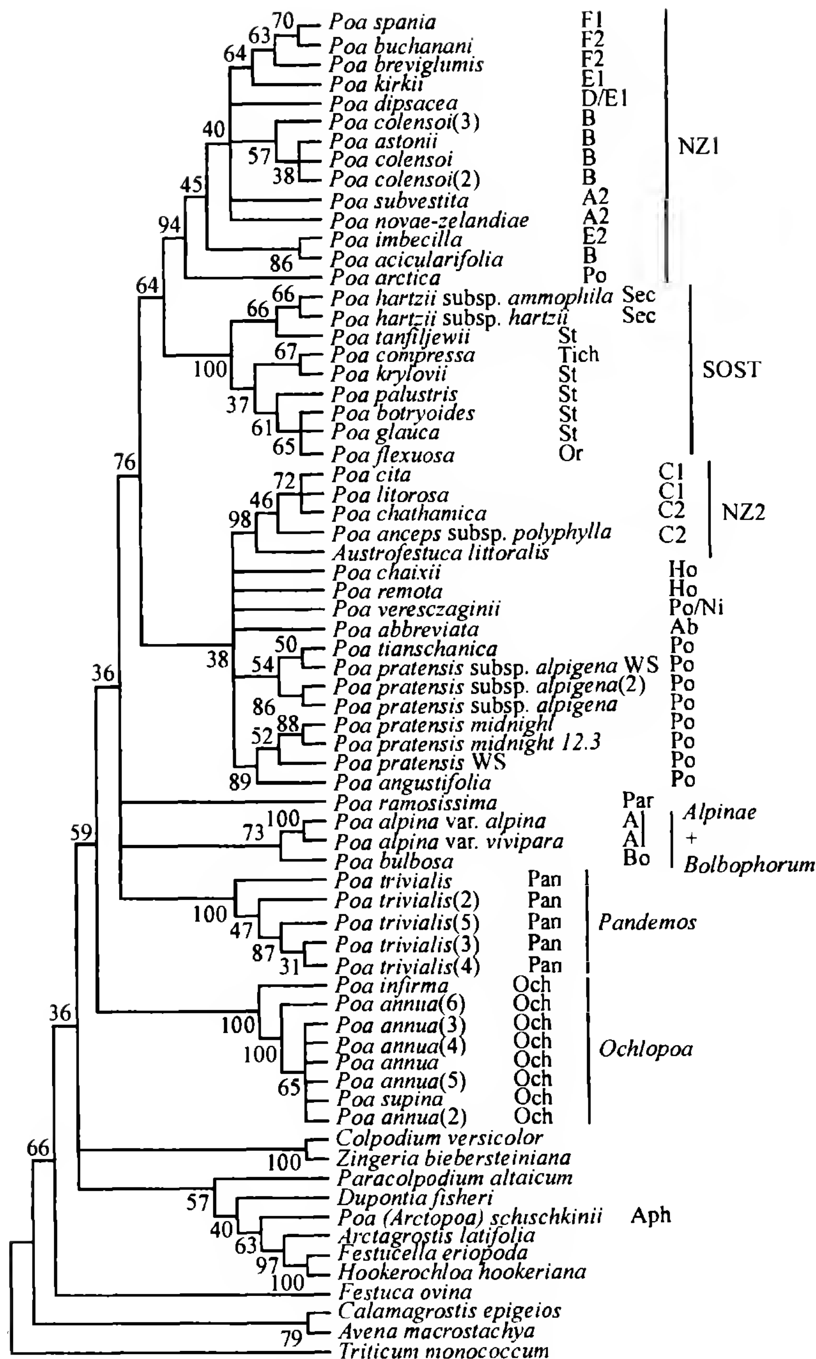


Рис. 1. Филогенетическое древо, построенное методом связывания ближайших соседей (neighbour-joining) по результатам анализа последовательностей ITS.

Цифры на схеме — бутстрэп-индексы. Обозначения секций — см. подпись к табл. 2. SOST — группа секций *Stenopoa*, *Oreinos*, *Tichopoa*, *Secundae*. NZ1 — первая группа родства новозеландских мятликов. NZ2 — вторая группа родства новозеландских мятликов.

Судя по ITS, род *Poa* парафилетичен. Исследованный вид подрода *Arctopoa* сильно отличается от видов типового подрода по последовательностям ITS (р-расстояния между *P. schischkinii* и другими *Poa* разных секций — 5—13 %, в то время как различия между ITS *P. schischkinii* и ITS новозеландских видов *Hookerochloa hookeriana* и *Festucella eriopoda* составляли всего 3.2 и 3.7 % соответственно, с ITS *Dupontia fisheri* — 4 %, с ITS *Arctagrostis latifolia* — 3.8 %. Это согласуется с заметными морфологическими особенностями *Arctopoa*: наличием развитой гиподермы листовых нластинок, островатым и удлиненным каллусом нижних цветковых чешуй, очень крупными размерами и т.д. (Пробатова, 1974; Цвелёв, 1976б). Наши данные подтверждают точку зрения Н. С. Пробатовой (1974, 2003), выделившей самостоятельный род *Arctopoa*. Род *Arctopoa* и круг его родства требуют специального исследования. У изученного нами *Poa schischkinii* 2n = 70 (Родионов и др., 2006), что указывает на его гибридогенный статус (Цвелёв, 1976б; Родионов и др., 2006). Доказательством высокой специализации вида и его вторичного происхождения служат и хорошо развитые, мощные ризомы (Цвелёв, 1969; Хохряков, 1975).

Результаты анализа секвенированных нами и другими исследователями ITS-последовательностей 41 вида и нескольких подвидов *Poa* с последовательностями ITS других представителей трибы *Poeae* не противоречат представлениям о монофилетичности подрода *Poa* s. str. Исследованные виды типовой секции *Poa* имеют ITS-последовательности, близкие к анцестральным последовательностям ITS рода *Poa*, и не несут каких-либо характерных только для видов этой секции мутаций или делеций (табл. 2 и 3). При этом в секции налицо дихотомия (рис. 1): одна из ветвей sect. *Poa* представлена культиварами *P. pratensis*, северной дерновинной расой *P. pratensis*, которая, по мнению Н. Н. Цвелёва (личное сообщение), может представлять собой новый вид, и *P. angustifolia*, вторая ветвь — *P. pratensis* subsp. *alpigena* и *P. tianschanica*. Для первой ветви характерны $C_{86}T_{110}G_{149}$[1] против $G_{86}C_{110}T_{149}$ у второй. Секвенированные нами последовательности ITS *P. pratensis* subsp. *alpigena* с Онежского берега Белого моря отличались по крайней мере 3 заменами от ITS образцов этого подвида из Норвегии (см.: Brysting et al., 2004) и лишь 2 заменами от ITS алтайского *P. tianschanica* (табл. 2, 3).

Среди видов секции *Poa* особое положение занимает *P. arctica*, родственный большой группе тетраплоидных мятликов, эндемичных для Новой Зеландии (табл. 2, 3; рис. 1).

Анализ ITS не дал ответа о положении в системе рода субантарктического вида *P. ramosissima* (sect. *Parodiochloa*) (рис. 1). Уникальные мутации (табл. 2, 3) отличают его ITS от ITS других мятликов. Вид этот морфологически близок южноамериканскому *P. flabellata* (Edgar, 1986), который, судя по хлоропластным генам, относится к группе видов секций BAPO (*Bolbophorum—Alpinae—Parodiochloa—Ochlopoa*) (Gillespie; Soreng, 2005).

Остальные исследованные виды подрода *Poa*, судя по ITS, разделяются на 6 монофилетических клад: (1) sect. *Ochlopoa*, (2) sect. *Pandemos* (=*Coenopoa*), (3) sect. *Alpinae* + sect. *Bolbophorum*, (4) группа видов секций *Stenopoa* + *Tichopoa* + *Oreinos* + *Secundae* и (5—6) две группы новозеландских видов.

Несомненная взаимная близость ITS-последовательностей *Ochlopoa* (*P. infirma*, *P. supina* и *P. annua*), характеризующихся большим числом синапоморфных замен: $A_{31}, C_{45}, A_{55}, T_{115}, T_{176}, T_{185}, T_{188}, T_{204}, G_{207}, t_{77}, c_{91}, a_{152}, t_{167}, t_{170}, a_{290}, t_{210}$ (табл. 2, 3), указывает на естественность и обособленность этой секции. В то же время наши данные согла-

---

[1] Здесь и далее прописными буквами отмечены нуклеотиды ITS1, строчными — ITS2. Индекс указывает номер нуклеотида в выровненной последовательности (см. табл. 2 и 3).

суются с гипотезой о гибридном происхождении тетраплоида *P. annua* путем гибридизации двух диплоидных видов — *P. supina* и *P. infirma* (Tutin, 1957; Jirásek, 1962).

Сравнительный анализ ITS-последовательностей не показывает родства секции *Alpinae* с типовой секцией *Poa*, хотя в более ранних системах виды этой секции считали подсекцией sect. *Poa* (Nannfeldt, 1934; Nannfeldt, 1935; Цвелёв, 1974, 1976б). Судя по ITS, представители sect. *Alpinae* родственны *Bolbophoram,* что подтверждается и анализом хлоропластных ДНК (Gillespie, Soreng, 2005), но отметим, что интродуцированный в штате Орегон из Европы образец *P. bulbosa* нес хлоропластный геном, сходный с хлоропластным геномом видов sect. *Stenopoa* (Gillespie, Soreng, 2005).

Представители секций *Stenopoa*, *Tichopoa*, *Oreinos* и *Secundae* формируют хорошо поддержанную кладу (100 % для метода связывания ближайших соседей и 100% для метода максимальной экономии). Это совпадает с данными, полученными при изучении рестрикционных фрагментов и генов хлоропластной ДНК (Soreng, 1990; Stoneberg Holt et al., 2004; Gillespie, Soreng, 2005). Первые 2 секции считаются близкородственными и в традиционных системах. С ними же группируется *P. hartzii.* Морфологически *P. hartzii* похож на представителей секции *Abbreviatae*, но имеет ряд отличий — более широкие листья и волосковидные трихомы на килях верхних цветковых чешуй (Nannfeldt, 1935). *P. hartzii* предположительно имеет гибридное происхождение; в качестве предковых видов назывались *P. glauca*, *P. abbreviata*, *P. alpina* (Nannfeldt, 1935; Edmondson, 1980; Stoneberg Holt et al., 2004), виды секции *Secundae* (Gillespie, Boles, 2001). Исследованные виды этих еекций в основном тетраплоиды с 2n = 28, гексаплоиды с 2n = 42 или вторичные диплоиды с 2n = 14, для многих из которых показано или предполагается гибридное происхождение (Авдулов, 1928; Петрова, 1968; Соколовская, 1955; Соколовская, 1972; Цвелёв, 1974, 1976а, б; Соколовская, Пробатова, 1976; Олонова, 2001, 2006а, б).

Требуется специальное исследование *P. abbreviata* и родственных ему видов — этот вид также не имеет ярких индивидуальных признаков в ITS и по этой причине тяготеет к «типовой» группе *P. pratensis* s.l., хотя на схемах, полученных при анализе хлоропластной ДНК (Gillespie, Soreng, 2005) и при кладистическом анализе морфологических признаков (Олонова, 2006а), он монофилетичен со *Stenopoa* s.l. (incl. *Tichopoa*). Н. Н. Цвелёв по морфологическим признакам помещает *P.* sect. *Abbreviatae* перед sect. *Stenopoa*, но признаки sect. *Abbreviatae*, судя по всему, промежуточны между признаками *Poa* и *Stenopoa.* J. A. Nannfeldt (1935) сближал виды родства *P. abbreviata* с группой *Cenisia*, чей ранг колеблется от подсекции sect. *Poa* до самостоятельной секции (Stoneberg Holt et al., 2004).

Остается неясным положение *P. trivialis* (sect. *Pandemos*), который группируется и с *P. alpina*, и с *Ochlopoa*, но с чрезвычайно малой поддержкой (26—30 %). Известные ITS-последовательности *P. trivialis* гетерогенны — образцы из Испании и Франции имеют характерную 3-нуклеотидную делецию в ITS2, найденную также у *P. infirma*, и несут нуклеотидные замены, общие, с одной стороны, с *P. alpina* и, с другой, с *P. annua* (табл. 2, 3). Сравнение последовательностей ядерных генов *trx* и CDO504 также не дает определенного ответа о родстве *P. trivialis* (Patterson et al., 2005). Однако, как это следует из сравнения хлоропластных генов (Soreng, 1990; Stoneberg Holt et al., 2004; Gillespie, Soreng, 2005; Patterson et al., 2005), по материнской линии вид определенно родствен *Stenopoa.* При этом морфологически *P. trivialis* (sect. *Pandemos* = sect. *Coenopoa*) стоит от *Stenopoa* весьма обособленно; ряд признаков сближает виды этой секции с типовой секцией *Poa* (пирамидальная фор-

ма метелки) либо с *Ochlopoa* (простое анатомическое строение листьев, слабое опушение нижних цветковых чешуй, сходство в форме роста) (Nannfeldt, 1935) или с *Homalopoa* (шероховатость влагалищ листьев (Oettingen, 1925, цит. по: Nannfeldt, 1935)).

P. trivialis — первичный диплоид (2n = 14), поэтому, несмотря на то что в секции *Pandemos* не отмечено ни случаев гибридизации с представителями других секций, ни вивипарии (Nannfeldt, 1935), можно предполагать, что *P. trivialis* (или родственный ему вид) участвовал в образовании полиплоидных видов *Stenopoa* (см. также: Patterson et al., 2005, о наличии разных геномов в комплексе *P. pratensis* s.l.).

Новозеландские мятлики (кроме *P. ramosissima*), судя по ITS, разделяются на две монофилетические группы. В первую группу новозеландских мятликов (NZ1 на рис. 1) входят тетраплоидные (2n = 28) новозеландские мятлики и *P. arctica* из секции *Poa*. У всех новозеландских видов клады есть общие черты — формирование вневлагалищных побегов и корневищ (признак, важный для систематики рода), слабое развитие опушения нижних цветковых чешуй. Любопытно, что некоторые представители группы (*P. imbecilla*) по габитусу метелки, форме колосков и цветковых чешуй напоминают некоторые *Stenopoa*. Здесь, скорее всего, тенденция к сужению метелки конвергентная, так как более узкая метелка присуща и северным видам комплекса *P. pratensis* s.l., например *P. alpigena* (Цвелёв, 1976б).

В эту кладу попадает комплекс *P. novae-zelandiae* s.l., ранее соотносимый с *P. ramosissima*, *P. cooki* и с южноамериканским *P. flabellata* (Edgar, 1986). Сравнение ITS не показывает близкого родства между *P. novae-zelandiae* и *P. ramosissima*. С другой стороны, *P. flabellata*, по результатам сравнения хлоропластных последовательностей, относится к группе *Bolbophorum* + *Alpinae* + *Parodiochloa* (Gillespie, Soreng, 2005). Эти данные не исключают того, что признаки, сближающие *P. novae-zelandiae* и *P. ramosissima* (опушенные лодикулы, гиноoднодомность/двудомность) (Anton, Connor, 1995), могут быть следствием гибридизации, «сетчатой эволюции».

Виды, ранее рассматриваемые (Edgar, 1986) как представители крупного комплекса — *P. imbecilla* и *P. breviglumis* (=*P. imbecilla* var. *breviglumis* Cheeseman), при сравнении ITS обнаруживают большее родство не друг с другом, а, напротив, с гораздо более отдаленными *P. acicularifolia* и *P. kirkii* соответственно. Данный вопрос, несомненно, требует дальнейших исследований.

Интригующий результат — близость *P. arctica* к этой группе новозеландских мятликов. Во всех предыдущих исследованиях этот вид считался либо членом секции *Poa* (Цвелёв, 1974), либо сближался с *P. abbreviata* (Nannfeldt, 1935; Stoneberg Holt et al., 2004). Возможно, это еще одно свидетельство межполюсной дизъюнкции. Носитель предкового генома, родственный *P. arctica*, мог расселиться в субантарктическую область по цепи Кордильер. Подобную гипотезу высказывал, например, R. J. Soreng (Soreng, 1990). Затем произошло взрывное видообразование в условиях островной изоляции, давшее большое число тетраплоидных эндемичных видов.

Вторая группа новозеландских мятликов (клада NZ2) включает высокополиплоидные виды *P. cita* (2n = 84), *P. chathamica* (2n = 112), *P. litorosa* (2n = 266) (Hair, 1968), родственные тетраплоидным видам *P. anceps* (2n = 28) и *Austrofestuca littoralis* (2n = 28) (рис. 1) (см. также: Hunter et al., 2004). *Austrofestuca littoralis* отличается от видов *Poa* крупными колосками, заостренным кончиком нижней цветковой чешуи, короткими прямыми волосками на каллусе нижних цветковых чешуй, удлиненными — на оси колоска — опушенными лодикулами (Edgar, 1986;

Gillespie, Soreng, 2005). Некоторые из признаков *Austrofestuca* сближают этот род с *Poa* subg. *Andinae*, являющийся как бы «промежуточным звеном» между *Poa* и другими представителями трибы *Poeae* (Gillespie, Soreng, 2005). Еще V. D. Zotov в 1943 г. отнес этот вид именно к *Poa*; как *P. triodioides* Zotov. E. Edgar в сводке «*Poa* in New Zealand» (1986) отмечал, что опушенные лодикулы встречаются и у типичных видов *Poa* Новой Зеландии, причем как в группе родства *P. cita*, так и в других группах. Можно предположить, что *Austrofestuca littoralis* (2n = 28) — гибридогенный вид, в происхождении которого могли участвовать *Poa*, в частности *Poa* из родства *P. anceps*.

Остальные виды клады NZ2 и по морфологическим данным образуют компактную группу дерновинных субантарктических мятликов (Edgar, 1986). К сожалению, в работе Edgar не приводится филогенетических гипотез относительно их родства с *Poa* Старого Света. По нашему мнению, их можно сопоставить с секцией *Poa* (открытая, широкая метелка, образование корневищ) или с *Homalopoa* (сплюснутые, сильно килеватые влагалища листьев у *P. anceps*). Следует отметить их высочайшую плоидность, например у *P. chathamica* 2n = 112, а у *P. litorosa* 2n = 266, что является самым высоким хромосомным числом среди злаков (Hair, 1968).

Для того чтобы проверить заключение о естественности (достоверности) групп общности видов *Poa*, выявленных при анализе быстро эволюционирующих последовательностей ITS, мы проанализировали медленно изменяющуюся в эволюции 5.8S рРНК мятликов. Так как мутации фиксируются в этом гене редко, вновь образовавшиеся варианты последовательности, вероятно, также стабильно поддержи-

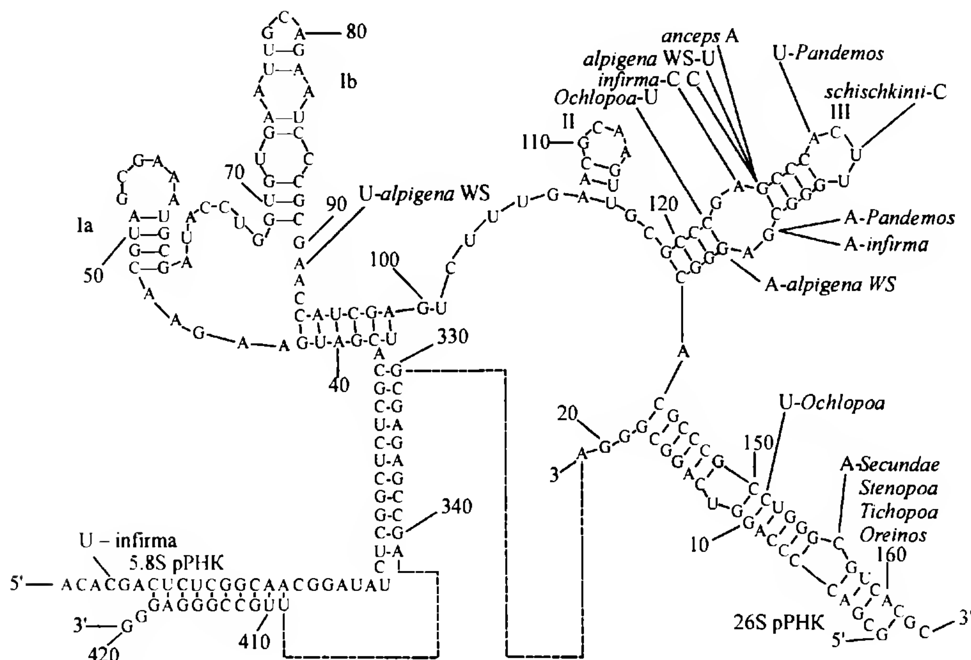


Рис. 2. Первичная и вторичная структура 5.8S рРНК мятликов и ее изменения в ходе дивергенции видов *Poa*.

На схеме показаны мутации, характерные для 5.8S рРНК представителей разных секций и отдельных видов мятликов.

вались в течение длительного времени (Петров, Алешин, 2002). Отсюда следует, что 5.8S рРНК может содержать «хорошие» признаки для таксонов разного ранга, которые можно рассматривать как синапоморфии. Для того чтобы найти такие признаки, мы сопоставили последовательности 5.8S рРНК у всех изученных видов *Poa*. Консенсусная последовательность 5.8S рРНК приведена на рис. 2. Она идентична последовательности 5.8S рРНК видов типовой секции *Poa*, секций *Homalopoa, Alpinae* и всех новозеландских мятликов (включая *P. ramosissima,* но кроме *P. anceps).* Все 9 видов клады (*Stenopoa* + *Oreinos* + *Tichopoa* + *P. hartzii*) несли характерную только для них замену C→A в положении 156, что подтверждает несомненную близость этих секций. По две уникальные замены отличали 5.8S рРНК *Pandemos* и *Ochlopoa* от типичной (вероятно, предковой для *Poa*) последовательности, что является аргументом в пользу относительной давности дивергенции этих секций. И наконец, 5.8S рРНК *P. schischkinii* отличается от 5.8S рРНК других *Poa* характерной заменой в однонитевом районе третьей шпильки, такой же как у *Dupontia, Arctagrostis, Hookerochloa* и *Festucella,* что служит дополнительным веским аргументом в пользу разделения *Poa и Arctopoa.*

Заключение

Таким образом, группы, считающиеся естественными при морфологическом подходе, в основном остаются монофилетичными и на основании молекулярных данных. Напротив, секции и группы, чье родство неясно и где могут присутствовать гибридогенные виды — *Abbreviatae*, *Oreinos, Cenisia* (Nannfeldt, 1934, 1935), распадаются на разные клады.

Картина родства между секциями, определенная на основании анализа ITS, имеет некоторые отличия и от традиционных схем, и от результатов анализа хлоропластной ДНК. Так, секции *Alpinae* и *Bolbophorum* ни при каких видах анализа не проявляют родства с sect. *Poa*, что противоречит заключениям, сделанным при сравнительно-морфологическом подходе (Nannfeldt, 1934; Nannfeldt, 1935; Цвелёв, 1974, 1976б). В то же время первичный диплоид *P. trivialis* занимает базальное положение, как в системе Дж. Наннфельдта (1935), а не группируется с секцией *Stenopoa*, как в системах, построенных на основании последовательностей хлоропластных генов (Patterson et al., 2005) или рестрикционных фрагментов хлоропластной ДНК (Soreng, 1990; Gillespie, Boles, 2001; Gillespie, Soreng, 2005). Новозеландские виды, чье положение внутри рода ранее не было изучено, образовали две монофилетические клады, в одной из которых — высокохромосомные и часть тетраплоидных видов, а в другой — только тетраплоидные виды, родственные *P. arctica.*

Благодарности

Авторы выражают искреннюю благодарность Н. Н. Цвелёву и Г. Ю. Конечной за неоценимые консультации и помощь в определении гербарных образцов, В. С. Шнеер, В. С. Чупову, Е. О. Пуниной, а также A. Quintanar (Мадрид, Испания) за обсуждение полученных результатов и ценные советы, Э. М. Мачсу, А. М. Ефимову, Е. С. Ким, М. П. Райко за помощь в работе.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48399) и программы президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Авдулов Н. П. Систематическая кариология ссмсйства *Gramineae* // Дневник Всесоюзного съезда ботаииков. 1928. С. 65—67.

Антонов А. С. Геносистсматика растений. М., 2006. 293 с.

Ким Е. С., Пунина Е. О., Тюпа Н. Б., Родионов А. В. Монофилетичное происхождение двухромосомных (2n = 4) злаков *Zingeria biebersteiniana* и *Colpodium versicolor* // Матер. VIII Молодежн. конф. ботаников в Санкт-Петсрбурге. СПб., 2004. С. 245.

Костина В. А. Флора заповедника «Пасвик» (сосудистые растения). Апатиты, 1995. 52 с.

Олонова М. В. Род мятлик (*Poa* L.) во флоре Южиой Сибири. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Томск, 1983. 16 с.

Олонова М. В. Poa L. // Флора Сибири. Т. 2. 1990. С. 163—186.

Олонова М. В. Изучеиие комплекса *Poa glauca* (*Poaceae*) на территории Сибири // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 8. С. 18—27.

Олонова М. В. Проблема филогении фестукоидиых злаков иа примере рода *Poa* // Бот. жури. 2006а. Т. 91. № 2. С. 297—306.

Олонова М. В. Некоторыс вопросы систематики мятликов (*Poa* L.) ссkции *Stenopoa* // Матер. междунар. иауч. конф., посвященной 200-летию Казанской ботаиической школы. Казань, 2006б. С. 29—31.

Петров Н. Б., Алешин В. В. Условио-нейтральиые филогенстические признаки крупиых таксоиов — новый аспскт эволюции макромолекул // Гсиетика. 2002. Т. 38. № 8. С. 1043—1062.

Петрова О. А. Хромосомный состав некоторых злаков флоры Украины в связи с условиями их произрастаиия // Биологическая наука в уииверситетах и педагогических институтах Украины за 50 лет. Харьков, 1968. С. 37—39.

Пробатова Н. С. О иовом родс *Arctopoa* (Griscb.) Probat. (*Poaceae*) // Новости сист. высш. раст. 1974. Вып. 11. С. 44—55.

Пробатова Н. С. Род *Arctopoa* (Griseb.) Probat. (*Poaceae*): таксоиомия, числа хромосом, биогсография и диффсрсициация // Комаровские чтеиия. Владивосток, 2003. Вып. 49. С. 89—130.

Родионов А. В., Ким Е. С., Пунина Е. О. и др. Исслсдование филогснетических связей *Paracolpodium altaicum*: кариологичсский и молскулярно-филогснетичсский аиализ // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии — IV Междунар. науч.-практ. конф. Барнаул, 2005а. С. 55—56.

Родионов А. В., Тюпа Н. Б., Ким Е. С. и др. Геномиая коиституция автотетраплоидного овса *Avena macrostachya*, выявлеииая путем сравнительного анализа последовательностей ITS1 и ITS2: к вопросу об эволюции кариотипов овсов и овсюгов иа ранних этапах дивергенции видов рода *Avena* // Генстика. 2005б. Т. 41. № 5. С. 646—656.

Родионов А. В., Пунина Е. О., Доброрадова М. А. и др. Кариологическое исследование злаков (*Poaceae*): хромосомные числа нскоторых *Aveneae*, *Poeae*, *Phalarideae*, *Phleeae*, *Bromeae*, *Triticeae* // Бот. жури. 2006. Т. 91. № 4. С. 615—627.

Родионов А. В., Ким Е. С., Носов Н. Н. и др. Эволюция хромосомных чисел в трибах *Aveneae* и *Poeae* по даниым сравнитсльного исследования виутрениих траискрибируемых спейсеров ITS1 и ITS2 ядерных геиов 45S рРНК // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 57—71.

Соколовская А. П. Величина пыльцевых зерен и числа хромосом у некоторых арктических видов злаков // Бот. журн. 1955. Т. 40. № 6. С. 850—853.

Соколовская А. П. Кариологическая характеристика представителей флоры Ленинградской области // Вести. Лсн. ун-та. Ссрия биол. иаук. 1972. Т. 21. Вып. 2. С. 56—63.

Соколовская А. П., Пробатова Н. С. Хромосомиые числа злаков Сахалиив и Курильских островов // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 3. С. 384—393.

Хохряков А. П. Закономериости эволюции растений. Новосибирск, 1975. 203 с.

Цвелёв Н. Н. Нскоторые вопросы эволюции злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 3. С. 361—373.

Цвелёв Н. Н. Poa L. // Флора европейской части СССР. Т. 1. 1974. С. 276—291.

Цвелёв Н. Н. О происхождсиии арктичсских злаков (*Poaceae*) // Бот. жури. 1976а. Т. 61. № 10. С. 1354—1363.

Цвелёв Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976б. 788 с.

Шнеер В. С. Краткий очерк способов получсния, обработки и трактовки данных по последовательностям ДНК в систематике растений. Часть II. Методы построения дерсвьев и оцеики их достоверности; о выборе таксонов и послсдовательностей ДНК для аиализа // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 3. С. 304—331.

Anton A. M., Connor H. E. Floral biology and reproduction in *Poa* (*Poeae*: *Gramineae*) // Austr. J. Bot. 1995. Vol. 43. P. 577—599.

Ascherson P., Graebner P. Synopsis dcr mittcleuropäischen Flora. Lcipzig, 1900. 795 p.

Blattner F. R. Phylogenetic analysis of *Hordeum* (*Poaceae*) as inferred by nuclear rDNA ITS sequences // Mol. Phylog. Evol. 2004. Vol. 33. P. 289—299.

Brysting A. K., Fay M. F., Leitch I. S., Aiken S. G. One or more species in the arctic grass genus *Dupontia*? — a contribution to the Panarctic Flora project // Taxon. 2004. Vol. 53. N 2. P. 365—382.

Buckler E. S., Holtsford T. P. Zea systematics: ribosomal ITS evidence // Mol. Biol. Evol. 1996. Vol. 13. P. 612—622.

Catalán P., Torrecilla P., Rodriguez J. A. L., Olmstead R. G. Phylogeny of the festucoid grasses of subtribe *Loliinae* and allies (*Poeae, Pooideae*) inferred from ITS and trnL-F sequences // Mol. Phylog. Evol. 2004. Vol. 31. P. 517—541.

Charmet G., Ravel C., Balfourier F. Phylogenetic analysis in the *Festuca—Lolium* complex using molecular markers and ITS rDNA sequences // Theor. Appl. Genet. 1997. Vol. 94. P. 1038—1046.

Clayton W. D., Renvoize S.A. Genera Graminum. Grasses of the world // Kew Bull. Add. ser. 1986. Vol. 13. P. 1—389.

Davis J. I., Soreng R. J. Phylogenetic structure in the grass family (*Poaceae*) as inferred from chloroplast DNA restriction site variation // Amer. J. Bot. 1993. Vol. 80. P. 1444—1454.

Doyle J. J., Doyle J. L. A rapid DNA isolation procedure for small quantities of fresh leaf tissue // Phytochem. Bull. 1987. Vol. 19. P. 11—15.

Edgar E. Poa in New Zealand // N. Z. J. Bot. 1986. Vol. 24. P. 425—503.

Edmondson J. R. Infrageneric taxa in European *Poa* L. // Bot. J. Linn. Soc. 1980. Vol. 76. P. 329—334.

Felsenstein J. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap // Evolution. 1985. Vol. 39. P. 783—791.

Fernandez Souto D. P., Catalano S. A., Tosto D. et al. Phylogenetic relationships of *Deschampsia antarctica* (*Poaceae*): Insights from nuclear ribosomal ITS // Pl. Syst. Evol. 2006. Vol. 261. P. 1—9.

Frenot Y., Chown S. L., Whinam J. et al. Biological invasions in the Antarctic: extent, impacts and implications // Biol. Rev. 2005. Vol. 80. P. 45—72.

Gardes M., Brunes T. D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes — application to the identification of mycorrhizae and rusts // Mol. Ecol. 1993. Vol. 2. P. 130—138.

Gaut B. S., Tredway L. P., Kubik C., Gaut R. L., Meyer W. Phylogenetic relationships and genetic diversity among members of the *Festuca—Lolium* complex (*Poaceae*) based on ITS sequence data // Plant Syst. Evol. 2000. Vol. 224. P. 33—53.

Gillespie L. J., Boles R. Phylogenetic relationships and infraspecific variation in Canadian *Poa* based on chloroplast DNA restriction site data // Can. J. Bot. 2001. Vol. 79. P. 679—701.

Gillespie L. J., Soreng R. J. A phylogenetic analysis of the Bluegrass Genus *Poa* based on cpDNA restriction site data // Syst. Bot. 2005. Vol. 30. P. 84—105.

Grebenstein B., Roser M., Sauer W., Hemleben V. Molecular phylogenetic relationships in *Aveneae* (*Poaceae*) species and other grasses as inferred from ITS1 and ITS2 rDNA sequences // Plant Syst. Evol. 1998. Vol. 213. P. 233—250.

Hair J. B. Contributions to a chromosome atlas of the New Zealand flora — 12. *Poa* (*Gramineae*) // N. Z. J. Bot. 1968. Vol. 6. P. 267—276.

Hunter A. M., Orlovich D. A., Lloyd K. M. et al. The generic position of *Austrofestuca littoralis* and the reinstatement of *Hookerochloa* and *Festucella* (*Poaceae*) based on evidence from nuclear (ITS) and chloroplast (trnL-trnF) DNA sequences // N. Z. J. Bot. 2004. Vol. 42. P. 253—262.

Jirásek V. Contribution to the systematics of species of the *Poa* L. genus, section *Ochlopoa* (A. & Gr.) V. Jirás. // Preslia. 1962. Vol. 34. P. 40—68.

Kellogg E. A. A biosystematic study of the *Poa secunda* complex // J. Arnold Arboretum. 1985a. Vol. 66. P. 201—242.

Kellogg E. A., Appels R., Mason-Gamer R. J. When gene trees tell different stories: incongruent gene trees for diploid genera of the *Triticeae* (*Gramineae*) // Syst. Bot. 1996. Vol. 21. P. 321—347.

Kotseruba V., Pistrick K., Gernand D., Meister A., Ghukasyan A., Gabrielyan I., Houben A. Characterization of the low-chromosome number grass *Colpodium versicolor* (Stev.) Schmalh. (2n = 4) by molecular cytogenetics // Caryologia. 2005. Vol. 58. P. 241—245.

Kumar S., Tamura K., Nei M. MEGA3: Integrated software for molecular evolutionary genetics analysis and sequence alignment // Briefings in Bioinformatics. 2004. Vol. 5. P. 150—163.

Mason-Gamer R. J., Kellogg E. A. Phylogenetic analysis of the *Triticeae* using the starch synthase gene, and a preliminary analysis of some North American *Elymus* species // W. L. Jacobs, J. Everett (eds). Grasses. Systematics and Evolution. Melbourne, 2000. P. 102—109.

Molloy B. P. J., Edgar E., Heenan P. B., de Lange P. J. New species of *Poa* (*Gramineae*) and *Ischnocarpus* (*Brassicaceae*) from limestone, North Otago, South Island, New Zealand // N. Z. J. Bot. 1999. Vol. 37. P. 41—50.

Nannfeldt J. A. Poa rigens Hartm. versus *P. arctica* R. Br. // Symb. Bot. Ups. 1934. Vol. 1. P. 1—21.

Nannfeldt J. A. Taxonomical and plant-geographical studies in the *Poa laxa* group. A contribution to the history of the North European mountain floras // Symb. Bot. Ups. 1935. Vol. 1. N 5. P. 1—113.

Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics. New York, 2000. 333 p.

Nikoloudakis N., Skaracis G., Katsiotis A. Evolutionary insights inferred by molecular analysis of the ITS1-5.8S-ITS2 and IGS *Avena* sp. sequences // Mol. Phylogenet. Evol. 2008. Vol. 46. N 1. P. 102—115.

Patterson J. P., Larson S. R., Johnson P. G. Genome relationships in polyploid *Poa pratensis* and other *Poa* species inferred from phylogenetic analysis of nuclear and chloroplast DNA sequences // Genome. 2005. Vol. 48. N 1. P. 76—87.

Peculis B. A., Greer C. L. The structure of the ITS2-proximal stem is required for pre-rRNA processing in yeast // RNA. 1998. Vol. 4. P. 1610—1622.

Petrie D. Gramina of the subantarctic islands of New Zealand // Chilton C. (ed.). Subantarctic islands of New Zealand / Wellington, 1909. Vol. 1. P. 472—481.

Ridgway K. P., Duck J. M., Young J. P. W. Identification of roots from grass swards using PCR-RFLP and FFLP of the plastid *trn*L (UAA) intron // BMC Ecology. 2003. Vol. 3. P. 8.

Sanger F., Niclein S., Coulson A. R. DNA sequencing with chain-terminating inhibitors // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1977. Vol. 74. P. 5463—5467.

Soreng R. J. Chloroplast-DNA phylogenetics and biogeography in a reticulating group: study in *Poa* (*Poaceae*) // Amer. J. Bot. 1990. Vol. 77. P. 1383—1400.

Soreng R. J. An infrageneric classification for *Poa* in North America, and other notes on sections, species and subspecies of *Poa, Puccinellia* and *Dissanthelium* // Novon. 1998. Vol. 8. P. 187—202.

Soreng R. J., Davis J. I. Phylogenetic structure in *Poaceae* subfamily *Pooideae* as inferred from molecular and morphological characters: misclassification versus reticulation // J. Everett, S. W. L. Jacobs (eds). Grasses: systematics and evolution. Melbourne, 2000. P. 61—74.

Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. New York, 1950. 795 p.

Stoneberg Holt D. S., Horová L., Bureš P. Indel patterns of the plastid DNA *trnL-trnF* region within the genus *Poa* (*Poaceae*) // J. Plant. Res. 2004. Vol. 117. P. 393—407.

Takaiwa F., Oono K., Iida Y., Sugiura M. The complete nucleotide sequence of a rice 25S rRNA gene // Gene. 1985. Vol. 37. P. 255—259.

Torrecilla P., Catalan P. Phylogeny of broad-leaved and fine-leaved *Festuca* lineages (*Poaceae*) based on nuclear ITS sequences // Syst. Bot. 2002. Vol. 27. P. 241—251.

Thompson J. D., Higgins D. G., Gibson T. J. CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice // Nucleic Acids Res. 1994. Vol. 22. P. 4673—4680.

Tutin T. G. A contribution to the experimental taxonomy of *Poa annua* L. // Watsonia. 1957. Vol. 4. P. 1—10.

Vaughn J. C., Sperbeck S. J., Ramsey W. J., Lawrence C. B. An universal model for the secondary structure of 58S ribosomal RNA molecules, their contact sites with 28S ribosomal RNAs, and their prokaryotic equivalent // Nucleic Acids Res. 1984. Vol. 12. P. 7479—7502.

Walker T. A., Endo Y., Wheat W. H. et al. Location of 5.8S rRNA contact sites in 28S rRNA and the effect of a sarcin on the association of 5.8S rRNA with 28S rRNA // J. Biol. Chem. 1983. Vol. 258. P. 333—338.

White T. J., Bruns T., Lee S., Taylor J. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics // M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, T. J. White (eds). PCR Protocols: a guide to methods and applications. San Diego, 1990. P. 315—322.

Zotov V. D. Certain changes in the nomenclature of New Zealand species of *Gramineae* // Trans. and Proc. Royal Soc. New Zealand, 1943. Vol. 73. P. 233—238.

Zhu G., Liu L., Soreng R. J., Olonova M. V. Poa Linnaeus, Sp. Pl. 1: 67. 1753 // Flora of China. 2006. Vol. 22. P. 257—309.

Zuker M., Mathews D. H., Turner D. H. Algorithms and thermodynamics for RNA secondary structure prediction: A practical guide // J. Barciszewski, B. F. C. Clark (eds). RNA biochemistry and biotechnology. Dordrecht, 1999. P. 11—43.

SUMMARY

Phylogenetic relationships between *Poa* L. species were inferred from comparison of the sequence of ITS1—5.8S rDNA—ITS2. The comparison has indicated that the subgenus *Poa* s. str. is monophyletic, but the subgenus *Arctopoa* is closely related to some species of other genera of the tribe *Poeae*. This agrees with the view of N. S. Probatova who has placed *Arctopoa* in a separate genus. Species of the type section *Poa* carry ITS sequences that appear to be an ancestral ITS sequence of

the genus *Poa*. Among them, *Poa arctica* takes a peculiar position on the phylogenetic tree. This species is related to a large group of the New Zealand tetraploid species. The topology of the phylogenetic tree showed 6 major monophyletic clades: (1) sect. *Ochlopoa*, (2) sect. *Pandemos* (=*Coenopoa*), (3) sect. *Alpinae* + sect. *Bolbophorum*, (4) species of the sections *Stenopoa* + *Trichopoa* + *Oreinos* + *Secundae*, and (5—6) two groups of New Zealand species. In contrast to traditional schemes, the sections *Alpinae* and *Bolbophorum* did not show close relationship with the type section *Poa* on the ITS-based phylogenetic tree. The group of sections including *Stenopos* + *Trichopoa* + *Oreinos* + *P. hartzii* is a well supported clade. On the other hand, *P. abbteviata* (sect. *Abbreviatae*) does not show any close relationship with the section *Stenopoa* in contrast to the trees based on the chloroplast genes comparisons.

УДК 561.5 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 12

© Л. Ю. Буданцев

ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И ВОЗРАСТ ИСКОПАЕМОЙ ФЛОРЫ ГОРЫ БАРАБА В ЦЕНТРАЛЬНОЙ КАМЧАТКЕ

L. Yu. BUDANTSEV. TAXONOMIC COMPOSITION AND AGE OF THE FOSSIL FLORA OF BARABA MOUNTAIN (CENTRAL KAMCHATKA)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 15.05.2008

Рассмотрены вопросы таксономического состава и возраста ископаемой флоры в районе горы Бараба в Центральной Камчатке, связанной с вулканогенными отложениями, относимыми разными авторами либо к позднему мелу, либо к палеогену. На основе анализа состава и возрастных пределов распространения основных таксонов барабской флоры, по материалам Челебаевой и Шанцера, а также по оригинальным коллекциям, хранящимися в БИН РАН, обосновывается вывод о существовании барабской флоры в палеогеновое, вероятно эоценовое, время — время активного вулканизма на Камчатке, что отразилось на эколого-морфологическом облике ископаемых растений (крупнолистность и др.). Этот вывод подтверждается опубликованными результатами радиологического анализа абсолютного возраста пород барабской свиты.

Ключевые слова: Центральная Камчатка, палеофлора, поздний мел, палеоген, вулканизм, абсолютный возраст.

Камчатский н-ов — один из немногих регионов в Северной Азии, где наиболее полно представлен документально охарактеризованный, почти непрерывный эволюционный ряд ископаемых флор в возрастном интервале от середины позднего мела до плиоцена включительно. В настоящее время наиболее полно изучены богатейшие флористические комплексы палеогена и неогена. В то же время флоры позднего мела — непосредственные эволюционные предшественницы третичной флоры — исследованы недостаточно. Местонахождений остатков меловых растений известно немного, и они частично описаны в ряде специальных работ (Байковская, 1956; Криштофович, 1958; Буданцев, 1983; Герман, Лебедев, 1991; Головнева, 1994). Поэтому каждая новая находка меловой флоры растений привлекает пристальное внимание палеоботаников и геологов. К таким находкам следует отнести ископаемую флору горы Бараба в бассейне р. Облуковина в Центральной Камчатке, недавно монографически изученную А. Е. Шанцером и А. И. Челебаевой (2005). Разрозненные сведения о возрасте и составе этой флоры ранее были помещены в работах Челебаевой (1971), Б. И. Сляднева и др. (1999), а также в рукописных отчетах по геологической съемке листа N-57-VIII, масштаба 1 : 200 000 (1957, 1974, 1981). В этих материалах отложения с барабской флорой датировались

в основном по палеоботаническим данным, то верхним мелом, то палеогеном. Но описания и изображения остатков ископаемых растений барабской флоры в то время не быяи опубликованы.

Учитывая важность для истории мелового звена камчатской палеофлоры и дискуссионный характер определения геологического возраста вмещающих пород, возникла необходимость вновь посетить район горы Бараба для поисков и сбора исконаемых растений в этом месте. С этой целью в 1991 г. была организована экспедиция в составе двух отрядов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН) и Всероссийского научно-исследовательского геологоразведочного института (ВНИГРИ). Нам удалось обследовать названный район, обнаружить и собрать здесь обширную коллекцию отпечатков листьев, облиственных иобегов, плодов, семян и древесии в слоях крепких мелкозернистых плитчатых песчаников с примесью вулканического материала, выходящих на привершинных склонах горы Бараба на высоте 800—900 м над ур. м. Остатки растений, как правило, не несут признаков деформации в процессе захоронения и не сохранилн следов органического вещества. Некоторые отпечатки растений отличаются красноватым цветом, обычным при термическом обжиге вмещающих пород. Возможно, что с этим связано разрушение тонких участков тканей, в частности краевых частей листьев, что нередко встречается в захоронении.

Уже первичный просмотр образцов ископаемых растений в полевых условиях заронил сомнение в их меловом возрасте: они отчасти были представлены многими таксонами растений, характерными для палеогеновых флор, но пока не встреченными во флорах позднего мела. Нсопределенность в установлении возраста отложений отодвинула во времени начало подробного изучения барабской флоры, тем более что стало известно о монографической обработке этой флоры Челебаевой. Наконец, в 2004 и 2005 гг. вышли две работы Шанцера и Челебаевой, посвященные геологическому строению и палеофлоре горы Бараба. Авторы склонились к позднемеловому кампанскому возрасту барабской флоры и описали в ее составе около 40 видов вымерших растений. Превосходно иллюстрированный очерк стратиграфии отложений, минералогического состава пород и геологической истории горного массива Бараба в Центральной Кâмчатке, написанный Шанцером, избавляет от необходимости их повторного изложения и разбора. Подробные рисунки растительных остатков, мастерки выполненные А. И. Челебаевой, дают полное представление об их морфотипическом разнообразии и диагностических особенностях.

Рассмотрим систематическиий состав барабской тафофлоры и степень обоснованности определения в ней отдельных таксонов, по данным Челебаевой и Шанцера.

Меловое звено в оостава барабской тафофлоры представлено следующими таксонами: *Nilssonia yukonensis* Hollick, *Williamsonia kamtschatica* Cheleb., *Menispermites kryshtofovichii* Vachrameev, *Arthollia insignis* Herman, *Paraprotophyllum ignatianum* (Krysht. et Baik.) Herman, *Cissites* sp. cf. *C. beljaevii* Herman, *Viburniphyllum newberrianum* (Ward) Herman, а также несколько новых «меловых» видов: *Ternstroemites shapiroi* Cheleb., *Arthollia evenensis* Cheleb., *Grebenkia magna* Cheleb.

О возрастном диапазоне существования последних трех таксонов, впрочем, трудно судить, так как типовые виды названных орган-родов встречены либо в более древних позднемеловых флорах (*Grebenkia*), либо в более молодых, палеогеновых (*Ternstroemites*).

Список барабской палеофлоры, по Челебаевой, дополняют следующие таксоны: *Araucarites* sp., *Pityosprmum* sp., *Torreya* sp., *Metasequoia disticha* (Heer) Miki,

Glyptostrobus sp., *Magnolia ochotica* Budants., *Cocculus* (*Trochodendriodes*) sp. ex. gr. *arcticus* (Heer) Iljinsk., *Tetracentron barabensis* Cheleb., *Platanus basicordata* Budants., *P. primaeva* Lesq., *Macginitia kamtschatica* Cheleb., *Ulmus schanceri* Cheleb., *Fagus aspera* Cheleb., *F. echinata* Cheleb., *Vlamenneria lucida* Cheleb. (gen. et sp. n.), *Corylus beringiana* (Krysht.) Golovneva, *Juglans* sp., *Acer milkovense* Cheleb., *A. rubifolium* (Golovneva) Cheleb., *A. priscum* Cheleb., *Beringiaphyllum ancestralis* Cheleb., *Rhamnus indigenus* Cheleb., *Nissidium arcticum* (Heer) Iljinsk. и несколько видов, описанных в открытой номенклатуре (*Dicotylophyllum*, *Carpolithes*).

Среди ископаемых растений барабской тафофлоры, определенных до вида, 50 % занимают новые таксоны, ареалы и возрастные диапазоны которых носят пока локальный характер.

Наиболее важными элементами, указывающими на возможный позднемеловой возраст барабской флоры, могут служить прежде всего цикадофиты *Nilssonia yukonenesis* и *Williamsonia kamtschatica*, до сих пор не найденные в кайнозое. Что касается остатков листьев первого вида, то возникает подозрение, что они принадлежат папоротнику *Asplenium nilssonioides* Budants., довольно широко распространенному в палеоцене (?)—эоцене Западной Камчатки. Листья у этого папоротника имели сходные с барабскими форму и размеры, тип и плотность жилкования, способ прикрепления пластинки листа к рахису (ср.: Шанцер, Челебаева, 2005 : 35, табл. 1, фиг. 1—3, табл. 2, фиг. 1, 2, табл. 4, фиг. 1, рис. 1, фиг. 1—3; Буданцев, 1983 : 132, табл. 4, фиг. 1—7; 2006 : 50, табл. 71, фиг. 1—6; Челебаева, 1997: табл. 6, фиг. 1, рис. 28, фиг. 1). В нашей коллекции барабских растений также есть несколько отпечатков фрагментов листьев «*Nilssonia*», показывающих этот тип строения (табл. I, *3*, *4*).

Крайне сомнительно присутствие в барабской флоре нового вида *Williamsonia*, представленного единственным экземпляром отпечатка «стробила». На территории Северной Евразии наиболее поздние по возрасту находки представителей этого рода зафиксированы в раннем мелу Магаданской обл. и Южного Приморья (*W. pacifica* Krysht., Байковская, 1956; Вахрамеев, Добрускина и др., 1970). Наиболее же широкое распространение в азиатском регионе виды *Williamsonia* получили в триасовых и юрских флорах. По внешней морфологии барабские «стробилы виллиамсонии» вполне могли принадлежать плодам представителей рода *Carya* — *C. ovata* (Mill.) K. Koch, *C. texana* Buckley, например имеющих внешне сходный план строения. В нашей коллекции барабских растений сохранилось несколько отпечатков сидячих фруктификаций, собранных в кистевидные образования, вероятно принадлежащие вымершему роду *Nordenskioldia*, но отличаюшиеся от типового вида (*N. borealis Heer*) более крупными размерами. По форме они сильно напоминают «*Williamsonia*» *kamtschatica* (табл. I, *5—7*). К этому морфотипу я бы отнес и отпечаток фруктификации, описанный Челебаевой как *Carpolithes* sp. 1.

На некоторую условность определения *Menispermites kryshtofovichii* и *Cissites* sp. cf. *C. beljaevii* из-за неполной сохранности единичных отпечатков листьев указывает Челебаева. Судя по приведенному рисунку, лист последнего вполне мог принадлежать широко распространенному в бореальных палеофлорах *Acer arcticum* Heer. То же можно сказать и об определении *Platanus primaeva* Lecq., неполные отпечатки листьев которого описаны Челебаевой.

Род *Arthollia*, представленный во флоре двумя видами, входит в группу таксонов, общих для верхнемеловых и палеогеновых флор региона (Герман, Головнева, 1988; Герман, Лебедев, 1991; Челебаева, 1997).

Paraprotophyllum ignatianum описан по единственному неполному отпечатку верхней половины листа, с характерным вторичным жилкованием, когда окон-

чания боковых жилок 1—3 раза дихотомируют и соединяются между собой серией неравных петель, от которых с внешней стороны отходят кроткие ответвления в краевые зубцы. В нашей коллекции имеется более десятка отпечатков листьев разной степени сохранности, с таким же типом жилкования (табл. II, *6*, *7*). Этот морфотип, по более полному отпечатку листа, Челебаева отнесла к *Ternstroemites shapiroi*. Напомню, однако, что типовые виды этого рода (*T. eolignitícus* Berry, *T. ovatus* Berry, *T. lanceolatus* Berry и некоторые другие) происходят из эоценовых флор юго-восточных районов Северной Америки. Листья названных видов узкоэллиптической формы с мелкозубчатым краем и частыми боковыми жилками, отходящими от толстой центральной жилки под почти прямыми углами. Пока нет убедительных свидетельств о распространении видов этого рода в позднемеловых флорах. Отпечатки листьев «мелового» *Ternstroemites harwoodensis* auct. non (Dawson) Bell с мыса Конгломератового на Камчатке (Герман, Лебедев, 1991) существенно отличаются по морфологии от типовых образцов этого вида с о-ва Ванкувер, Канада (Bell, 1957).

Следующий вид, *Viburniphyllum* sp. cf. *V. newberrianum*, представленный единственным фрагментом листа, судя по его рисунку (Шанцер, Челебаева, 2005: рис. 23, фиг. 2), почти полностью совпадает по морфологии листьев с *Viburnum densinervum* Budants. из эоцена Западной Камчатки (табл. III, *9*).

Что касается определения *Grebenkia magna*, то можно полностью согласиться с выводом Челебаевой о близости этого таксона к видам рода *Carya*; выше указывалось на вероятность участия этого рода в составе барабской тафофлоры.

К транзитному, мел-палеогеновому, элементу можно уверенно отнести *Araucarites* sp., *Pityosprmum* sp., *Torreya* sp., *Metasequoia disticha* (*occidentalis*), *Glyptostrobus* sp., *Cocculus* (*Trochodendriodes*) sp. ex gr. *arcticus* (Heer) Iljinsk., *Nissidium arcticum*.

К таксонам барабской тафофлоры, не известным пока в меловых флорах, следует отнести *Magnolia ochotica*, *Macginitiea kamtschatica*, *Ulmus schanceri*, *Fagus aspera*, *F. echinata*, *Corylus beringiana*, *Juglans* sp., *Acer milkovense*, *A. rubifolium*, *A. priscum*, *Beringiaphyllum ancestralis*, *Rhamnus indigenus*.

Тип *Magnolia ochotica* происходит из раннего эоцена Западной Камчатки, где этот вид имел довольно широкое распространение вплоть до конца эоцена (Буданцев, 1983, 2006; Челебаева, 1997). Из примерно 15 видов ископаемых магнолий с территории бывшего СССР только один вид — *M. amplifolia* Heer — приводится для верхнего мела Западной Сибири, в отношении которого Н. Н. Имханицкая указывает: этот вид «... до сих пор остается проблематичной формой, родство которой с родом *Magnolia* еще не доказано...» (Имханицкая, 1974 : 12).

Морфотип *Tetracentron barabensis* Cheleb. практически идентичен таковому *T. beringianum* Cheleb., весьма полно представленному отпечатками листьев хорошей сохранности в палеоценово (?)—эоценовых отложениях Западной Камчатки (Челебаева, 1988; Буданцев, 2006). Проблематичные остатки *Tetracentron* из раннего мела Северной Америки, Восточной Сибири и Казахстана отличаются от типового вида мелколистностью и деталями жилкования (Ильинская, 1974).

Platanus basicordata представлен большим количеством листьев, соплодий и мужских соцветий почти во всех флористических комплексах палеоцена—эоцена на Камчатке, и барабские остатки безусловно принадлежат этому виду, до сих пор не обнаруженному в позднем мелу.

Macginitiea kamtschatica, по справедливому замечанию Челебаевой, имеет большое сходство с видами этого рода из палеогена Западной Камчатки, но не встреченного в более древних бореальных флорах по обе стороны Тихого океана. О возмож-

ности присутствия этого рода в меловых флорах Челебаева приводит несколько не очень убедительных примеров находок похожих листьев у разных видов из родов *Platanus*, *Platanophyllum*, *Aralia*, *Araiaephyllum*, *Araliopsoides* в Северной Америке и на Северо-Востоке Азии. Как известно, платановые были распространены по всему Северному полушарию от раннего мела.

Представители родов *Ulmus*, *Fagus*, *Juglans*, *Rhamnus* до сих пор не были найдены в меловых флорах; их остатки в барабской тафофлоре единичны, посредственной сохранности. Зато в палеогене Камчатки виды этих родов имели широкое распространение и входили в число доминантов растительных сообществ. Присутствие вида из рода *Fagus* (*F. echinata*) подтверждается находкой отпечатков плюсок плодов с шиповатой поверхностью и отпечатками листьев в нашей коллекции (табл. III, *1*, *2*). Что касается отпечатков листочков *Juglans* sp., то Челебаева допускает возможность их принадлежности другим родам семейства ореховых. О систематическом положении единственного отпечатка листа *Corylus beringiana* судить трудно из-за неполной его сохранности. Тем более что этот вид в тиновых захоронениях в Корякском нагорье показывает чрезвычайно широкую амплитуду изменчивости листьев, что позволяло разным авторам относить его к родам *Viburnum*, *Pterospermites*, *Grewiopsis*, *Vitis* и др. (Головнева, 1994).

Заслуживает внимания новый вид *Beringiaphyllum ancestralis* (Cornales), представленный в коллекциях Челебаевой и в нашей значительным числом отпечатков листьев (табл. II, *4*, *5*). Ранее этот морфотип листьев обычно относили к видам рода *Viburnum*, с одним из которых — *V. cupanioides* (Newb.) R. W. Brown (*Phyllites cupanioides* Newb.) — связан тип рода *Beringiaphyllum* из палеоцена формации Форт Юнион, Сев. Дакота, США (Manchester and oth., 1999). Два других вида — *B. kingiensis* (Cheleb.) Manchester, Crane et Golovn. и *B. pseudoantiquum* (Golovn.), Manchester, Crane et Golovneva, ранее также относимые к роду *Viburnum*, происходят из эоцена Западной Камчатки и палеоцена Корякского нагорья. Отпечатки листьев из барабской тафофлоры по форме пластинок и краевой изрезанности ближе к типовому виду. В то же время листья у барабского вида обладают большей степенью индивидуальной морфологической изменчивости, чем у типа вида.

В группе видов рода *Acer* — *Acer milkovense*, *A. priscum*, *A. rubifolium* — последний был распространен в маастрихте Корякского нагорья (*Arctoterum rubifolium* Golovn.) и эоцене Западной Камчатки (*Acer rubifolium*). Два других вида описаны Челебаевой впервые по единичным отпечаткам листьев, родовая принадлежность которых, впрочем, уверенно подкреплена совместными находками остатков летучек (табл. III, *6—8*). Фундаментальное исследование систематики и филогении ископаемых кленов в Азии и Северной Америке, выполненное J. Wolfe и T. Tanai (1987; Tanai, 1983), убедительно показало, что наиболее древние находки представителей этого рода относятся к раннему эоцену, так как широко распространенный в бореальных флорах палеоценовый *Acer arcticum* Heer, по мнению этих авторов, принадлежит другой систематической группе вымерших растений. Представляется, однако, что этот вид действительно принадлежит роду *Acer*; мне удалось собрать типовой материал на Шпицбергене, а также много остатков листьев в палеоценово-эоценовых отложениях на Камчатке и вместе с ними редкие отпечатки характерных летучек (Буданцев, 1983, 2006). Что касается барабских кленов, то близкие к ним морфотипы листьев и летучек описаны мною из эоценовых вулканогенных отложений на Камчатке (Буданцев, 1997: табл. 54, фиг. 3—5).

Большой интерес ввызывает вид нового рода *Vlamenneria* Cheleb. (*V. lucida*), одного из наиболее крупнолистных растений барабской флоры (табл. IV, *1—3*). Однако чрезвычайно близкие по размерам листьев, их форме, типу жилкования и

краевой изрезанности остатки были описаны мною как *Pylgavayamia corylifolia* Budants. (табл. IV, *4—6*) из эоценовых вулканогенных отложений кинкильской серии в устье р. Пылгаваям на Западной Камчатке (Буданцев, 1997). Небольшие различия имеются в форме основания листьев: у *Vlamenneria* преобладают листья с округлым и широко клиновидным или выемчатым основанием, а у *Pylgavayamia* — с более или менее сердцевидным. Не исключена возможность принадлежности видов обоих родов к одной группе близких таксонов, морфотипы которых формировались в условиях активного вулканизма.

Среди собранных нами образцов барабских растений обнаружено несколько таксонов, не встреченных Челебаевой. По предварительным определениям к ним относятся *Osmunda macrophylla* Penh., *Ginkgo* ex gr. *adiantoides* (Ung.) Heer, *Taxodium dubium* (Sternb.) Heer, *Sequoia affinis* Lesq., *Alangium lenaense* Budants. et Ozerov, *Hovenia* sp. cf. *H. kamtschatica* (Cheleb.) Budants., *Aesculus* sp., *Macclintockia* sp. cf. *M. kovatschensis* Budants., *Nordenskioldia* sp. aff. *N. borealis* Heer.

Часть отпечатков растений осталась пока таксономически не определенной.

Таким образом, в барабскую тафофлору, по материалам Челебаевой, с нашими дополнениями, можно более или менее уверенно включить следующие таксоны: *Osmunda macrophylla*, *Ginkgo* ex gr. *adiantoides*, *Araucarites* sp., *Pityospermum* sp., *Torreya* sp., *Sequoia affinis*, *Taxodium dubium*, *Metasequoia occidentalis*, *Magnolia ochotica*, *Trochodendriodes arctica*, *Nyssidium arcticum*, *Nordenskioldia* sp. aff. *N. borealis*, *Tetracentron barabensis*, *Platanus basicordata*, *Arthollia evenensis*, *Macginitiea kamtschatica*, *Ulmus schanceri*, *Fagus aspera*, *F. echinata*, *Vlamenneria lucida*, *Juglans* sp., *Alungium lenaense*, *Acer priscum*, *Acer* [?] *rubifolium*,[1] *Aesculus* sp., *Hovenia* sp. cf. *H. kamtschatica*, *Beringiaphyllum ancestralis*, *Viburnum densinervum*. *Macclintockia* sp. cf. *M. kovatschensis*.

В этом списке помимо широко распространенных в позднемеловых, но особенно в палеогеновых бореальных флорах представителей родов *Ginkgo*, *Araucarites*. *Sequoia*, *Taxodium*, *Metasequoia*, *Trochodendriodes* и некоторых других таксонов, основное ядро сложено типичными растениями умеренных или умеренно теплых флор Евразии и Северной Америки. Большинство аналогичных или близких видов барабской тафофлоры известно в палеогене древней Берингии, на Камчатке в частности. Это заставляет рассматривать ископаемую флору горы Бараба в ряду палеогеновых флор региона, скорее всего эоценового возраста; в это время на Камчатке установился режим активного вулканизма, наложившего отпечаток на состав и экологический облик вымерших растительных еообществ.

В заключение укажем на некоторые важные геологические свидетельства, в том числе полученные радиологическими методами определения возраста отложений барабской свиты с растительными остатками. Эта тема подробно рассмотрена в упомянутой статье группы исследователей (Соловьев и др., 2004). Авторы пришли к выводу об эоценовом возрасте барабских отложений, основываясь на определении абсолютного возраста и специфике вещественного состава пород, не характерных для меловых осадков, а также особенностях тектонической и палеогеографической обстановки в Центральной Камчатке в конце позднего мела—палеогене. Но наиболее убедительными оказались результаты радиоактивного анализа минералов из пород в основании свиты, собранных недалеко от основного захоронения растительных остатков. Из 16 проб 15 показали абсолютный возраст в пределах 54.3 (±1.6)—47.6 (±1.5) млн лет, что соответствует раннему—среднему эоцену по международной геохронологической шкале.

---

[1] В нашей коллекции не встречен.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Байковская Т. Н. Верхнемеловые флоры Северной Азии // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1956. Вып. 2. С. 49—195.

Буданцев Л. Ю. Позднеэоценовая флора Западной Камчатки // Тр. БИН РАН. 1997. Вып. 19. 115 с.

Буданцев Л. Ю. Раннепалеогеновая флора Западной Камчатки // Тр. БИН РАН. 2006. Вып. 22. 159 с.

Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л., 1983. 154 с.

Вахрамеев В. А., Добрускина И. А., Заклинская Е. Д., Мейен С. В. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитостратиграфия этого времени // Тр. ГИН АН СССР. 1970. Вып. 208. 425 с.

Герман А. Б., Головнева Л. Б. Новый род позднемеловых платанообразных Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 10. С. 1456—1467.

Герман А. Б., Лебедев Е. Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки // Тр. ГИН АН СССР. 1991. Вып. 468. 191 с.

Имханицкая Н. Н. Magnoliaceae. Tetracentraceae / Ископаемые цветковые растения СССР. Т. 1. 1974. С. 9—15, 113—115.

Криштофович А. Н. Ископаемые флоры Пенжинской губы, озера Тастах и хребта Рарыткин // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Палеоботаника. 1958. Вып. 3. С. 75—121.

Сляднев Б. И., Соколков В. А., Марковский Б. А. Барабские конгломераты. Особенности строения, состава и проблема происхождения (Камчатка) / Геология и полезные ископаемые Камчатской области и Корякского автономного округа. Петропавловск-Камчатский, 1999. С. 34—36.

Соловьев А. В., Хоуриган Дж. К., Брэндон М. Т. и др. Возраст барабской свиты по данным U/Pb (Shrimer) датирования (Срединный хребет, Камчатка): геологические следствия // Стратиграфия, геологическая корреляция. 2004. Т. 12. № 4. С. 110—117.

Челебаева А. И. Вопросы стратиграфии континентального кайнозоя Камчатки. Л., 1971. 104 с.

Челебаева А. И. Позднеолигоценовая-раннемиоценовая флора Камчатки /Очерки по геологии Камчатки и Корякского нагорья. М., 1988. С. 25—68.

Челебаева А. И. Флора нижнего палеогена Западной Камчатки / Ю. Б. Гладенков, А. Е. Шанцер и др. Нижний палеоген Западной Камчатки (стратиграфия, палеогеография, геологические события) // Тр. ГИН РАН. 1997. Вып. 488. С. 83—102.

Челебаева А. И. Ternstroemites shapiroi Cheleb. sp. nov. / Ископаемые цветковые растения России и сопредельных государств. 2005. Т. 4. С. 31—32.

Шанцер А. Е., Челебаева А. И. Стратиграфия, геологические события и новая модель рифтового развития Центральной Камчатки в позднем мелу—раннем палеогене // Стратиграфия, геологическая корреляция. 2004. Т. 12. № 4. С. 83—96.

Шанцер А. Е., Челебаева А. И. Поздний мел Центральной Камчатки. М., 2005. 116 с.

Bell W. A. Flora of the Upper Cretaceous Nanaimo group of Vancouver island, British Columbia // Geol. Surv. of Canada, 1957. Mem. 293. 84 p.

Manchester S. R., Crane P. R., Golovneva L. B. An extinct genus with affinities to extant *Davidia* and *Camptotheca* (Cornales) from the Paleocene of North America and Eastern Asia // Int. J. Plant Sci. 1999. N 160 (1). P. 188—207.

Tanai T. Revision of Tertiary *Acer* from East Asia // Journ. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1983. Vol. 20. N 4. P. 291—390.

Wolfe J. A., Tanai T. Systematics, phylogeny and distribution of *Acer* (maples) in the Cenozoic of Western North America // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1987. Vol. 22. N 1. 246 p.

SUMMARY

Taxonomic composition and age of the fossil plants collected in volcanogenic rocks of mountain Baraba in the Central Kamchatka are considered. The age of these rocks is dated as Cretaceous or Paleogene by different data. The publications by A. I. Chelebaeva and A. E. Shantser and also paleobotanic materials of Komarov Institute collection are used. Doubtful character of definition in flora of the species of genera *Williamsonia* and *Nilssonia*, till now not found in Cenozoic, and also presence here of great number of the species not known in Mesozoic are marked. The conclusion about existence of Barabian taphoflora in Paleogene (Eocene) during the epoch of active volcanism is made. This conclusion proves to be true according to the data of absolute age of the rocks of Barabian formation based on radiological methods.

УДК 581.526.53 (235.222) Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 12

© Э. А. Ершова

РЕДКИЕ СТЕПНЫЕ СООБЩЕСТВА ГОРНОГО АЛТАЯ

E. A. ERSHOVA. RARE STEPPE COMMUNITIES OF THE ALTAI MOUNTAINS

Цснтральный сибирский ботаиический сад СО РАН
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
Факс (383) 330-19-86
E-mail: ershova@csbg.nsc.ru
Поступила 10.04.2008

Приведена геоботаническая характеристика двух редких высокогориых степиых сообществ Горного Алтая, доминанты травостоя которых впсрвыс описаиы в роли цеиозообразователей. Сообщества рскомсндуется включить в список охраняемых объектов Республики Алтай.
Ключевыс слова: сообщество, доминант, *Biebersteinia odora, Allium bogdoicolum*, Горный Алтай.

Растительный покров Горного Алтая, сформировавшийся в неоднородных природных условиях, чрезвычайно разнообразен. Здесь в течение нескольких часов, продвигаясь от подножия гор к вершинам, можно встретить практически все характерные для Сибири типы растительности, начиная от опустыненных степей, расположенных в межгорных котловинах, до высокогорных тундр и отдельных видов растений, растущих на щебнисто-каменистых субстратах или ютящихся в расщелинах скал, не формируя сообществ. Флора сосудистых растений этой территории также характеризуется значительным богатством п разнообразием. Как отмечает Р. В. Камелин (1998), состав ее, с одной стороны, отражает черты тесно связанных южносибирских и северных вариантов горносреднеазиатских флор, обогащенных туранскими и джунгарскими пустынными типами, и, с другой — в ее составе много оригинальных автохтонных элементов. Поэтому проблема выявления и сохранения биоразнообразия этого уникального региона является одной из насущных задач современной геоботаники и флористики.

Исследования растительного покрова Горного Алтая начались очень давно. Здесь работали и работают известные российские и зарубежные ботаники, написаны многочисленные научные труды, ореди которых нельзя не назвать монографии А. В. Куминовой (1960), Г. Н. Огуреевой (1980), В. П. Седельникова (1988), А. С. Ревушкина (1988), Б. Б. Намзалова (1994). Однако новые маршруты, особенно в труднодоступные районы, дают новый оригинальный материал, описываются новые виды, новые растительные сообщества. В 2000 г. автор в составе ботанической экспедиции Южно-Сибирского ботанического сада Алтайского государственного университета совершила интереснейший маршрут но Горному Алтаю, посетив хр. Чихачева (горный массив Тургэн-Ула) и плато Укок (урочище Кара-Чад).

Цель работы — изучение высокогорных степных сообществ Горного Алтая. Во время полевых исследований мною были описаны своеобразные степные сообщества, имеющие ограниченное распространение и представляющие интерес как для выявления биологического разнообразия горной степной растительности, так и для истории формирования растительного покрова исследуемой территории. В статье приводится характеристика двух самобытных сообществ, доминанты травостоя которых (биберштейния пахучая, лук богдосский) очень редко выступают в качестве ценозообразователей: барбарисово-биберштейнивая и злаково-богдоссколуковая горные степи.

Барбарисово-биберштейнивая горная степь была описана на хр. Чихачева, в окр. оз. Киндыкты-Куль на каменистых россыпях на высоте 2550 м над ур. м.

18 VII 2000 г. (описание 10Е). Это очень редкое сообщество занимает незначительную площадь в нижней части достаточно крутого склона (35—40°) юго-западной экспозиции. Почвенный покров не развит, лишь среди камней накапливается мелкозем, где и произрастают растения. Сообщество заметно выделяется среди другой растительности характерным желто-темно-зеленым цветом. Травостой неоднородный, разреженный, проективное покрытие колеблется от 50 до 75%. Высота его в среднем составляла 20 см, отдельные растения достигают 35—45 см, они формируют первый сильно разреженный ярус.

Доминантом травостоя выступает биберштейния пахучая (*Biebersteinia odora* Steph.), относящаяся к единственному немноговидовому роду в сем. *Biebersteiniaceae* Endl. Камелин (1998) называет этот вид одним из замечательных растений флоры Алтая. Ареал вида охватывает Алтай, Среднюю Азию, где он произрастает на скалах и каменистых склонах в альпийском поясе (на Алтае в диапазоне высот 2200—2800 м над ур. м.).

Это небольшой полукустарник высотой 8—25 см, с многочисленными розетками перистых, густоопушенных железистыми волосками листьев. В вегетирующем состоянии имеет резкий, но достаточно приятный запах. Корни мощные, одревесневшие, без особых запасающих образований. Площадь, занятая корнями одной особи, может достигать до десятка квадратных метров. Длинные одревесневающие основания побегов погружены в субстрат. Стебли слабоветвистые. Цветки крупные, желтого цвета, собраны в немногоцветковую густую кисть. Нередко произрастает на скальных местообитаниях, где страдает от засухи и не всегда проходит полный цикл развития, иногда выпадает фаза плодоношения. Наиболее пышно развивается на более сформированных почвах, при притеиении и несколько большем увлажнении (Камелин, 1998).

В качестве содоминанта выступает барбарис сибирский (*Berberis sibirica* Pall.), относящийся к сем. *Berberidaceae* Juss. Это кустарник, достигающий до 1 м высоты, сильно ветвистый, с проетыми, мелкими, кожистыми, по краям колючезубчатыми листьями и шиловидными прилистниками. Цветки собраны в кистевидные соцветия, иногда одиночные, желтого цвета. Имеет широкое распространение на Алтае, по всей Сибири, в Средней Азии, Казахстане, Монголии и Китае. Вид ириурочен к петро-ксероморфным типам местообитаний и встречается в зарослях степных кустарников, в кустарниковых горно-лугово-степных сообществах по склонам, каменистым россыпям, от низкогорий до альпийского пояса. В составе травостоя сообщества преобладают горно-степные и лугово-степные элементы. Оба этих вида Р. В. Камелин относит к древним нагорноазиатским элементам флоры Алтая.

Приводим видовой состав травостоя сообщества с указанием обилия видов в баллах (табл. 1).

На плато Укок в урочище Кара-Чад (гориый массив Таван-Богдо-Ула) онисаны сообщества с участием в травостое лука богдосского (*Allium Bogdoicolum* Regel) как в качестве доминанта, содоминанта, так и сопутствующего вида. Эти фитоценозы встречаются редко по относительно пологим выровненным склонам юго-восточной, юго-западной экспозиций, крутизна которых не преаышает 15—25°. Они формируются на горных слаборазвитых маломощных почвах, имеющих невысокую степень каменистости (5—10%).

Злаково-богдосскoлуковая горная степь описана 28 VII 2000 г. на выровненном склоне юго-восточной экспозиции крутизной 25° на высоте 2600 м над ур. м. (описание 35Е).

Травостой развит хорошо, равномерно распределен по площади, довольно однородный, лишь небольшую мозаичность создают норы сурков, вокруг которых

ТАБЛИЦА 1

Видовой состав травостоя барбарисово-биберштейниевой горной степи

Вид	Обилие	Вид	Обилие
Aconitum altaicum	2	*Helictotrichon desertorum*	2
Aconogonon alpinum	2	*Juniperus pseudosabina*	1
Allium amphibolum	1	*Lagopsis murrubiastrum*	1
Astragalus mongholicus	1	*Lonicera hispida*	1
Atragene sibirica	1	*Patrinia sibirica*	1
Berberis sibirica	4	*Pentaphylloides fruticosa*	1
Biebersteinia odora	5	*Poa litvinoviana*	2
Bistorta major	1	*Potentilla nivea*	1
Bupleurum multinerve	1	*Pulsatilla ambigua*	1
Campanula rotundifolia	1	*Sedum hybridum*	1
Cerastium lithospermifolium	1	*Silene graminifolia*	1
Dianthus versicolor	2	*Thalictrum foetidum*	2
Galium densiflorum	1	*Thymus altaicus*	2
Geranium saxatile	1	*Ziziphora clinopodioides*	2

Примечание. Баллы: 1 — ≤1 %, 2 — 1—5 %, 3 — 5—10 %, 4 — 10—20 %, 5 — 25—50 %.

произрастают специфические сорные виды, дифференцирован на два четко выраженных яруса. Средняя высота его 35 см, высота отдельных растений достигает 45 см и более, но они не формируют яруса. Общее проективное покрытие высокое и колеблется в пределах 85—95 %. Сиренево-розовый аспект создает находящийся в стадии цветения лук богдосский. Сообщество очень красочное.

ТАБЛИЦА 2

Видовой состав травостоя злаково-богдосcколуковой горной степи

Вид	Обилие	Вид	Обилие
Agropyron cristatum	1	*Iris potaninii*	1
Allium bogdoicolum	4	*Kobresia ovczinnikovii*	1
Androsace amurensis	1	*K. simpliciuscula*	1
Artemisia dolosa	2	*Koeleria altaica*	2
A. frigida	1	*Leontopodium ochroleucum*	1
Aster alpinus	2	*Minuartia biflora*	1
Carex caryophyllea	1	*Orostachys spinosa*	1
C. pediformis	3	*Pachyneurum grandiflorum*	1
Cerastium pauciflorum	1	*Pedicularis abrotanifolia*	1
Comastoma tenellum	1	*Peucedanum vaginatum*	1
Draba cana	1	*Poa litvinoviana*	1
Erigeron eriocalyx	1	*Potentilla lydiae*	2
Eritrichium villosum	1	*P. multifida*	1
Festuca altaica	1	*P. nivea*	2
F. kurtschumica	2	*Pulsatilla flavescens*	1
Gentiana decumbens	1	*Ranunculus pedatifidus*	1
Gentianella atrata	1	*Saussurea leucophylla*	1
Hedysarum gmelinii	1	*S. pseudoalpina*	2
Helictotrichon altaicum	2	*Silene repens*	1
H. mongolicum	3	*Veronica porphyriana*	2

ТАБЛИЦА 2

Вариабельность последовательностей ITS1 у видов *Poa*

Секция										
						111111	1111111111	1111111111	1111112222	222222
		111222333	3344444555	5555566666	6667888899	9999001111	1111222334	4577777888	8899990000	011223
		9019016012	5801458013	4578901234	5790168912	3789250135	6789018238	9923679123	5804791347	808040
P. pratensis cv. *midnight*	Po	CTGCAGTACG	CCCTGTGACG	CGGCCTG---	-CGCGCCATA	CCT--CTCGG	G-C----TA-	GAGTACCGGA	ACCGTTGTCC	TCTTCC
P. pratensis WS	Po			..---	- .M .	...--. ...	-.----..-			
P. angustifolia	Po			.......---	- . ..	. .--.	- ----..-	.	.	
P. pratensis subsp. *alpigena*	Po			. .---	- .GY	. --TC ..	.-.----..-	T..	. .Y.	
P. pratensis subsp. *alpigena* WS	Po			.?. ---	- . G?.	-- C. .	.- ---- .-	T?.........	.?...?....	
P. tianschanica	Po			. . . ---	- ..G..	....-- ?..	- ----..-	?.......		
P. arctica	Po		. R.. .	T...T.---	-...G.	.-.--TC...	.-.----..-	...		...A..
P. veresczaginii	Po/Ni		?.. .?. .	? ---	-...G.	.--.C...	.- ----..-	...C.. ...		
P. remota	Ho			..CCC	G...G..	.-- C..?	.-.----..-			
P. chaixii	Ho			....C.---	-...G.	....--.C...	.-.----..-			
P. abbreviata	Ab		..	.......---	-..T.G....	..-- C . .	.- ----..-			
P. cita	C1	..C	.G...	........---	-T. .G .	. .-- C. .	.-.----C.-			
P. litorosa	C1	C	..G.	....---	-T .G.	.--.C	. .-.----C.-			
P. chathamica	C2	..C	..G.....	.......---	-T ..G	.--.C . .	.-.----C.-			
P. anceps subsp. *polyphylla*	C2	.AT ...C	..G....	....---	-... G	...--.C	.-.----C.-		.T.	......
P. spania	F1	...T.		T......---	-...G.	...--TC...	-.----..-		..T.	...A..
P. buchananii	F2	T		T.....---	-. .G G.	..--TC..	.-A----..-		.T......	.A.
P. breviglumis	E2	TTT....	.	T.....---	- A..G.	...--TC...	-.----..-		...T. .	...A .
P. imbecilla	E2		T........	T......---	-.. G	....--TC...	-.----..-	. .A .	.T....	.T.A..
P. dipsacea	D/E1		....,.....	T.....---	- .G.	. .--TC...	.-.----..-		.T......	...A.
P. kirkii	E1	...T		T......---	- .G	..--TC.	.-.----..-		.T ...	..A
P. novae-zelandiae	A2			T. ....---	- G	--T.. .	- ----..-		...T. .	..A
P. subvestita	A2			T . .---	-. G...	..--TC. .	.-.----..-	A......	..T	..A
P. acicularifolia	B			T. ....---	- A G	..--TC.	- ---- .-	......A..	.T . . .	.T.A..
P. colensoi (1–2)	B			T.... ---	- ..G.	...--TC ..	-.---- .-		..T..S....	..A..
P. colensoi (3)	B	.- .		T.....---	-. G.	.--TC..	- ----..-		..T.......	..A..
P. astonii	B			T.... ---	-..G.	.--TC.	.-.----..-		...T.......	..A..
P. compressa	Tich	?	T ..	T.. ...---	- ..G....	..--TCT..	.-.----..-			...AA.
P. krylovii	St		T........	T.....---	- ..G.	....--TCT.	-.----..-			...AA.
P. tanfiljewii	St		T.	T. .....---	-. G....	.--TCT..	- ----..-	..-.		..AA.
P. palustris	St		T	T......---	-.?. G....	..--TCT..	.-.----..-			...AA.
P. botryoides	St		T.	T.......---	-.A. G....	..--TCT	.-.----..-			...AA
P. glauca	St		T........	T. ---	- A G	. .--TCT.	.-.----..-			...AA.
P. hartzii subsp. *ammophila*	Sec		T	.T.......---	-... G .	...--TCT.	.- ----..-			...AA.
P. hartzii subsp. *hartzii*	Sec		T........	T. ....---	- ..GT....	..--TCT..	-.---- .-			...AA
P. flexuosa	Or		T	T ....---	- A .G....	....--TCT.	.-.----..-			...AA.
P. alpina subsp. *alpina*	Al		T..A. ...A	...TA.---	-. ..A.TG.	...--.C..	.GGG---..-	. .TA..	..T.C C .	C.A...
P. alpina subsp. *vivipara*	Al		T .A.. A	. TA ---	- A TG.	.--.C ..	.GGGGGG. -	.....TA .	..T.C .C..	C.A.
P. bulbosa	Bo		.A ....A	...TAC.---	-. ..A.TG?	....--.C..	G.----..-	......T..	..T ..C..	C .
P. infirma	Och	...T. ..A.	..A.C ..A	.A.TA.---	--.A G. G.	C-- .. T	T-.----.--	..A.TT...G	TT......TG	CT..A
P. supina	Och	.A ..AC	A CA..A	.A..A.---	- T T..G.	.C--..T.T	-.----.-	A ..T.. -	TT....CTG	C....
P. annua (1–6)	Och	...A . AC	A.C..A	.A..A.---	-.T.T. G.	.C--..T.T	-.-----.-	A..T . -	TT....CTG	C ....
P. trivialis (1–2)	Pan	-....	.T	...TA.---	-.........-	A-CAG..A.	.-.----..-	....T.-	.T...C	
P. trivialis (3–5)	Pan		.T	.TA. ---	-. . G.	A-CAG..A.	.-.----..-	....T..-	..T...C..	
P. ramosissima	Par		..T...	T..T..---	- ..TT ...	...--	.-.---- A		.T . .C	C..
P. schischkinii	Aph	CC	.A.. GY.	...A.C.---	T .G...	-- C..	.- ---- .-	A.	C?? ...C..	C .

Примечание. Здесь и в табл. 3: ? — нуклеотид однозначно не определен. M — A или C; Y — T или C; K — G или T; S — G или C. Цифры над последовательностью обозначают номера вариабельных позиций: верхний ряд — сотни, средний — десятки, нижний — единицы. Секции: Ab — *Abbreviatae*, Al — *Alpinae*, Aph — *Aphydris*, Bo — *Bolbophorum*, Ho — *Homalopoa*, Och — *Ochlopoa*, Or — *Oreinos*, Po — *Poa*, Sec — *Secundae*, St — *Stenopoa*, Tich — *Tichopoa*, Pan — *Pandemos*, Par — *Parodiochloa*, Ni — подсекция *Nivicolae*. A2, B, C1, C2, E1, E2, F1, F2 — группы новозеландских видов *Poa* по Edgar (1986). Секции даны по Soreng (1998), Gillespie, Soreng (2005). В качестве секций для новозеландских видов указаны группы, на которые их разделил Edgar (1986). При определении секционной принадлежности *P. spania* мы руководствовались указанием авторов вида о близости его *P. lindsayi* Hook. f. (Molloy et al., 1999). Edgar (1986) отнес *P. dipsacea* к группе D, однако это явно сборная группа (объединяющая, например, *P. trivialis*, *P. annua*, *P. bulbosa*, *P. palustris*, *P. pratensis* и другие виды Старого Света). Поэтому мы, руководствуясь описанием автора вида (Petrie, 1909), сближавшего *P. dipsacea* с *P. mackayi* J. Buch. (=*P. kirkii* J. Buch. — см.: Edgar, 1986), отнесли его к группе E1. WS — сокращение от White Sea, образцы видов, собранные на Белом море.

ТАБЛИЦА 3

Вариабельность последовательностей ITS2 у видов *Poa*

Секция									
					111	1111111111	111111111	111111112	2222222
		11111122	3333344455	5555666666	6677899002	2344555555	5666777788	8889999990	0000011
		1623578929	0127935902	6789013456	7967415231	7213025678	9678068901	2380146790	2345601
P. pratensis cv. *midnight*	Po	CCCCA–CCCT	GGTTCAGCTC	TCTTGCAGGG	GGCGCCGGCG	CCCGACGCCC	AACGGCT–AA	G–TTGCGACG	ATGACCC
P. pratensis WS	Po	....–	K			M.	. –.	–	
P. angustifolia	Po	.... – ..	T ..			A . .	.–..	–. .	
P. pratensis subsp. *alpigena*	Po	..–....				AT	......–.	.– ..Y T	
P. pratensis subsp. *alpigena* WS	Po	..T. –..				A.	.....?.–	.–......T.	
P. tianschanica	Po	....–.				A.......	–..	.G. .T.	
P. abbreviata	Po	....– A .				A ... ..A	......–..	.–........	
P. arctica	Po	–.T		C .		AT	G.. ..–	.GA..T...	.T
P. veresczaginii	Po/Ni	...– ...		C		A.	.... .–..	.–..	
P. remota	Ho	. T–		...C.		A S .	..–	.–.........	...T
P. chaixii	Ho	...–...		C .		A. .. .–	.–..	.–. ...	
P. cita	C1	.... – ..		...C.....		A.	......–..	.–.....	.T
P. litorosa	C1	....–..		...C.		A.......	....–..	.–........	T
P. chathamica	C2	... –.		...C.		A.	.......–	.–.......	....T.
P. anceps subsp. *polyphylla*	C2	....–..		...C .	. .C......	A.......	.–..	– . .	...T
P. spania	F1	....–T..		...C. ...		AT.......	G. ...–..	GA.TT	T
P. buchananii	F2	.... –.T		...C.....		AT. C....	G . –..	GA.TT	.T
P. breviglumis	E2	..T.–.T.		...C .		AT....	G......–..	GA.AT...	.T
P. imbecilla	E2	....–.T		...C.	.... T.	AT ..	G. ..–..	.GA.....	T
P. dipsacea	D/E1	.... –.T..		..C..	. . .	AT... .	G .....–..	.GA..T ...	. T
P. kirkii	E1	....–.T..		...C..		AT......	G.....–..	.GA. T..	..T
P. novae-zelandiae	A2	.... –.T.	..	...C.....		AT.......	G.... –.	.GA..T. .. .	.T
P. subvestita	A2	. –.T		C .		AT.......	G .....–..	.GA T	.T
P. acicularifolia	B	.....–.T	C....	C.... .	T.	AT	G A .–	GA. ..	T
P. colensoi (1–2)	B	.....–.T G		...C.		AT.	G ....–.	GA .T ..	...T
P. colensoi (3)	B	.....–.T G		. C . .		AT.	G .A...–	GA T	..T
P. astonii	B	.....–.T G		...C..		AT. ...	G .. –..	GA T	. T
P. compressa	Tich	....–A	T C	. C .A	T.AT..?.	A.. GT...	G. ..–––	– . .G	? T
P. krylovii	St	....–A .	T.... C	. C .A	.T.AT. .T.	A .GT ...	G. ....–––	– G	.? T
P. tanfiljewii	St	. .–.A.	T.... .C	C. A	T.AT ...	A .GT .	G.... .–––	– . G	. .T
P. palustris	St	....–A..	T.......C.	...C .A.	.T.AT. ?.	A. .GT..?.	G ......–––	– ....G.	.T
P. botryoides	St	....–A .	T.......C.	.C. .A	.T.AT.	A..GT. ..	G........–––	–.. .G .	.T
P. glauca	St	... –A..	T......C.	.C...A.	.T.AT..	A..GT...	G ......–––	–.. .G .	.T
P. hartzii subsp. *ammophila*	Sec	. ..–.A .	T. ...C.	..C ...A.	.T.AT....	A.. GT.. .	GG.......–––	–.. .G	.T
P. hartzii subsp. *hartzii*	Sec	. .–.A .	T. . C.	...C . A	.T ATT .	A.. GT.	GG.. ...–––	–. ..G .	..T
P. flexuosa	Or	....–.A .	T. C.	..C A.	T.AT.	A.. GT.	G .....–––	.– .G	..T
P. alpina var. *alpina*	Al	. T –A	T ..C.	..A .TA	TA ..T.	A. G.A. T	.G . . –	CG G. T T	.T..
P. alpina var. *vivipara*	Al	..T.–A...	T. .. C	. A .TA.	A .T.	A. .G.A T	G. . –..	CG.G.. T	T...T..
P. bulbosa	Bo	. ... – . .	?..	...		Y..	......– .	.G.	......
P. infirma	Och	. – A	. ––– T. . CT	....A.T..T	.. TT.C. C	T GACA .	G T.T.A–..	.GAA.. TT.	TAT. T
P. supina	Och	T.. –AA	A C. C	.T C . . TA.	TT C..	T . . A A	G T.T .–.	.GAA .A T	..TT.
P. annua (1–5)	Och	T.. –A.A	A. C C	T C....T A.	TT.C.	T A A.	G T.T –..	.GAA .A T	..TT
P. annua (6)	Och	T. –AA	A. C C.	T C. . T A	.ACT C..	T A A	G T T. –	GAA A T	TT.
P. trivialis (1–2)	Pan	–	–––. C	C C T .A. T	AT. T..	A T.G. A	G ....–	G G	
P. trivialis (3–5)	Pan	.....–.	T . .C	C C.T A T	AT. T.	A T.G A	G .....–	. G . G	
P. ramosissima	Par	.– A	AT A. TC	. .C. . .		A.. A.	G .....–..	– . . .	
P. schischkinii	Aph	T .A . ?	A .T. C	.AAC. T		?	G . G R	YG ? AG	..T.

Доминант травостоя — *Allium bogdoicolum* Regel — относится к сем. *Alliaceae* J. Agardh. По данным Флоры СССР (1935), характерен для альпийских лугов Средней Азии. С. К. Черепанов (1995) указывает на произрастание его в Западной и Восточной Сибири, Н. В. Фризен (Флора.., 1987) дополняет его ареал Китаем и Монголией. Лук богдосский достаточно редкое растение, очень декоративное, высотой 20—40 см. Цветки розового, сиренево-розового цвета собраны в шаровидный многоцветковый зонтик. В качестве содоминантов выступают злаки *Helictotrichon mongolicum*, *H. altaicum*, *Festuca kurtschumica* и осока *Carex pediformis*.

Приводим список видов, зарегистрированных в сообществе, с указанием обилия видов в баллах (табл. 2).

Считаю, что эти редкие оригинальные сообщества следует включить в список особо охраняемых объектов Республики Алтай.

Благодарности

Автор искренне благодарит Р. В. Камелина (Ботанический институт РАН) и А. И. Шмакова (Алтайский государственный университет) за консультации и помощь в проведении полевых исследований.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Камелин Р. В. Материалы по истории флоры Азии. Барнаул, 1998. 240 с.

Куминова А. В. Растительный покров Алтая. Новосибирск, 1960. 450 с.

Намзалов Б.Б. Степи Южиой Сибири. Новосибирск—Улан-Удэ, 1994. 308 с.

Огуреева Г. Н. Ботаническая географня Алтая. М., 1980. 189 с.

Ревушкин А. С. Высокогорная флора Алтая. Томск, 1988. 320 с.

Седельников В. П. Высокогорная растительность Алтае-Саянской горной области. Новосибирск, 1988. 222 с.

Флора СССР. М.; Л., 1935. Т. 4. С. 151—152.

Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 84—85.

Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 990 с.

SUMMARY

Geobotanical characteristics of two rare steppe communities from the Altai Mountains are given. The dominants of grass stands, namely rare species of the Altai *Biebersteinia odora* Steph. and *Allium bogdoicolum* Regel, have been described as coenosis formers for the first time. The communities are recommended to include in the list of specially protected nature objects of the Altai Republic.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 582.331.2

© А. Д. Потёмкин

О ПОНИМАНИИ *MARCHANTIA POLYMORPHA* (*MARCHANTIOPHYTA*)

A. D. POTEMKIN. ON COMPREHENSION OF *MARCHANTIA POLYMORPHA* (*MARCHANTIOPHYTA*)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,
Лаборатория лихенологии и бриологии
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 14.05.2008

Описана история понимания *Marchantia polymorpha* и близких таксонов. Обсуждены проблемы, вызванные лектотипификацией вида. Охарактеризовано современное корректное понимание *M. polymorpha*.
Ключевые слова: *Marchantia polymorpha*, номенклатура.

Ответ на вопрос «Что такое *Marchantia polymorpha* L.?» при знакомстве с отечественными и зарубежными работами, опубликованными после 1991 г., во многих случаях остается открытым. Причина — лектотипификация *M. polymorpha* (Bischler-Causse, Boisselier-Dubayle, 1991) и неосведомленность о ней, немотивированное игнорирование ее рядом отечественных и зарубежных авторов или неясность вопроса (Konstantinova, Potemkin, Schljakov, 1992; Schuster, 1992; Potemkin, 1993; Дулин и др., 2003; Константинова, 2004; Ignatova et al., 2005; Bakalin, Cherdantseva, 2006; Константинова, Безгодов, 2006; Дулин, 2007, и др.). В связи с этим цель настоящей работы — разъяснение современного понимания *M. polymorpha*.

История вопроса. Первоописание *M. polymorpha* (Linnaeus, 1753: см. таблицу-вклейку) включает три внутривидовых таксона неопределенного ранга, обозначениых как *l*, β, γ. Описание каждого из них включает ссылки на соответствующие иллюстрации и указания таксонов в более ранних работах (Micheli, 1729; Dillenius, 1741). Из последующих работ по внутривидовой таксономии *M. polymorpha* особого внимания заслуживает обработка вида, выполненная C. G. Nees von Esenbeck (1838: 61—97), в которой приводятся характеристика известных к тому времени внутривидовых таксонов и описание ряда новых форм и разновидностей. На основании описанных Nees von Esenbeck (1838) внутривидовых таксонов H. Burgeff (1943) выделил 3 вида: *M. polymorpha* L. = Nees' communis-domestica, *M. aquatica* (Nees) Burgeff (= *M. polymorpha* f. Aα *aquatica* Nees) и *M. alpestris* (Nees) Burgeff. (= *M. polymorpha* f. B *alpestris* Nees). Основанием для выделения этих видов явилось установление ограниченной взаимооплодотворяемости соответствующих им европейских растений вида. Выделенные Burgeff виды были признаны большинством европейских гепатикологов и укоренились в научной практике, по меньшей мере на внутривидовом уровне.

В 1970 г. P. Isoviita в работе «Dillenius's 'Historia muscorum' as the basis of Hepatic nomenclature and S.O. Lindberg's collection of Dillenian bryophytes» впервые

отметил возможную ненужность названия *M. aquatica* как вероятного синонима *M. polymorpha* (Isoviita, 1970: 23). В 1991 г. H. Bischler-Causse и M. C. Boisselier-Dubayle (1991) провели лектотипификацию *M. polymorpha* и показали; что *M. polymorpha* в понимании Лиинея соответствует *M. aquatica* или *M. polymorpha* var. *aquatica* (Шляков, 1982; Schuster, 1992, и другие авторы, использовавшие последние названия с 1943 по 1992 г.). Такой выбор лектотипа поддержан авторами чек-листа печеночников и антоцеротовых Европы и Макаронезии (Grolle, Long, 2000) и отмечен в базе данных лектотипов Линнеевских названий (The Linnaean.., 2008). Корректность выполненной лектотипификации подтверждается соответствием первоописания (Linnaeaus, 1753) указанным в нем иллюстрациям J. J. Dillenius (1741), и дает основание утверждать, что *M. polymorpha* (1) соответствует традиционной трактовке околоводной *M. aquatica* с непрерывной темной полосой вдоль срединного ребра слоевища, а *M. polymorpha* (β) — синантропной *M. polymorpha* auct. с прерывистой до неясной полосой вдоль срединного ребра. Соответствие *M. polymorpha* (γ) — горной *M. alpestris*, с кожистым строением слоевища без срединной полосы определяется описанием и рисунком P. A. Micheli (1729: t. 1, f. 5). Остальные иллюстрации *M. polymorpha* Micheli (1729), процитированные при первоописании, стилизованы и недостаточно информативны для выяснения их соответствия первоописанию (см. также: Bischler-Causse, Boisselier-Dubayle, 1991). Следует отметить, что исследование типовых образцов Диллениуса (Dillenius) авторами лектотипификации подтвердило соответствие им рисунков Dillenius (1741) и описания Линнея (Bischler-Causse, Boisselier-Dubayle, 1991).

Проблемы, вызванные лектотипификацией. Лектотипификация *M. polymorpha* была упущена из внимания при подготовке «Списка печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР» (Konstantinova et al., 1992), до сих пор служащего одним из обобщающих изданий по печеночникам России. После лектотипификации *M. polymorpha* (Bischler-Causse, Boisselier-Dubayle, 1991) R. M. Schuster (1992) опубликовал получивший широкое признание 6-й том монографии «The Hepaticae and Anthocerotae of North America...», в котором также сохраняется «традиционное» название трех видов рода: *M. polymorpha, M. aquatica, M. alpestris.*

В отечественной литературе ряд авторов придерживаются этого мнения и в последние годы (Константинова, 2004; Ignatova et al., 2005; Константинова, Безгодов, 2005; Bakalin, Cherdantseva, 2006; Дулин, 2007). В связи с этим становится неясно, о каком виде идет речь, когда во флористическом списке приводится *M. polymorpha*: о *M. polymorpha* L. (= *M. aquatica*) или синантропной *M. polymorpha* auct. в традиционном понимании вида. Именно поэтому назрела необходимость ответа на вопрос «Что такое *Marchantia polymorpha* L.?»

Современное понимание *M. polymorpha*. В настоящее время возможно двоякое решение рассматриваемого вопроса в зависимости от широты понимания вида. 1. Выделение трех подвидов в пределах *M. polymorpha* L.: subsp. *polymorpha* L. — околоводные растения с непрерывной темной полосой вдоль срединного ребра слоевища, распространенные в основном в умеренных широтах Северного полушария; subsp. *ruderalis* Bischl. et Boisselier — растения с прерывистой до неясной полосой вдоль срединного ребра, характеризующиеся синантропным космополитным распространением преимущественно в нетропических широтах обоих полушарий; и subsp. *montivagans* Bischl. et Boisselier — растения с кожистым строением слоевища без срединной полосы, распространенные от Арктики и прилежащих территорий, где могут встречаться на равнине, до экваториальных высокогорий. 2. Выделение трех самостоятельных видов: *M. polymorpha* L., *M. latifolia* Gray, 1821. Natur. Arrang. Brit. Pl. 1: 682 (наиболее ранний синоним *M. polymorpha* auct. non L.)

и *M. alpestris*. Первая, политипическая, трактовка *M. polymorpha* принята многими гепатикологами, включая авторов чек-листа печеночников и антоцеротовых Европы и Макаронезии (Grolle, Long, 2000); вторая, монотипическая, трактовка в свете современной номенклатуры предложена K. Damsholt и соответствует концепции, закрепившейся в отечественной гепатикологии вслед за Р. Н. Шляковым (1982), также различавшим три вида.

Сохранение иоследней точки зреиия в отечественной гепатикологии представляется целесообразным в свете сложившихся таксономических взглядов последователей Р. Н. Шлякова. Использование же политипической концепции вида имеет смысл в случаях невозможности проведения точного определения. В этих случаях необходимо отмечать, что вид определен в широком смысле как *Marchantia polymorpha* L. sensu lato. Использование названия *M. aquatica*, являющегося синонимом *M. polymorpha* L. sensu stricto, недопустимо в свете современной номенклатуры вида:

M. polymorpha L., 1753. Spec. Pl. (ed. 1) 2: 1137. — *M. aquatica* (Nees) Burgeff., 1943. Genet. Stud. Marchantia: 32.

M. latifolia Gray, 1821. Natur. Arrang. Brit. Pl. 1: 682. — *M. polymorpha* L. subsp. *ruderalis* Bischl. et Boisselier, 1991. J. Bryol. 16: 364. — *M. polymorpha* auct. non L. — (Nees) Burgeff., 1943. Genet. Stud. Marchantia: 31.

M. alpestris (Nees) Burgeff., 1943. Genet. Stud. Marchantia: 33. — *M. polymorpha* L. subsp. *montivagans* Bischl. et Boisselier, 1991. J. Bryol. 16: 364.

Благодарности

Выражаю признательность Д. В. Гельтману и И. В. Соколовой за номенклатурную консультацию, О. М. Афониной за внимательное прочтенне рукописи и ценные советы.

Исследование поддержано Росийским фондом фундаментальных исследований (проект 07-04-00325), программой президиума РАН «Биоразнообразие и динамика генофондов» и Фондом содействия отечественной науке.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Дулин М. В. Печеночники среднетаежной подзоны Европейского Северо-Востока Россни. Екатеринбург, 2007. 196 с.

Дулин М. В., Константинова Н. А., Бакалин В. А. К флоре печеночников Республики Коми // Бот. журн. 2003. Т. 88. № 3. С. 45—52.

Константинова Н. А. Печеночники Керженского заповедника (Нижегородская область, европейская часть России) // Arctoa. 2004. Т. 13. С. 89—99.

Константинова Н. А., Безгодов А. Г. Печеночники Вишерского заповеднка (Пермская область, Сэверный Урал) // Arctoa. 2005. Т. 14. С. 163—176.

Шляков Р. Н. Печеночные мхи Севера СССР, вып. 1. Антоцеротовые; Печеночники: Гапломитриевые—Мецгериевые. Л., 1976. 92 с.

Bakalin V. A., Cherdantseva V. Ya. Bryophytes of northern Kuril Islands (North-West Pacific) // Arctoa. 2006. Vol. 15. P. 131—153.

Bischler-Causse H., Boisselier-Dubayle M. C. Lectotypification of *Marchantia polymorpha* L. // J. Bryol. 1991. Vol. 16. P. 361—365.

Burgeff H. Genetische Studien an *Marchantia*. Jena, 1943. 296 S.

Damsholt K. Illustrated flora of Nordic liverworts and hornworts. Lund, 2002. 840 p.

Dillenius J. J. Historia muscorum in qua circiter sexcentae species veteres et novae ad sua genera relatae describuntur et iconibus genuinis illustrantur: cum appendice et indice synonymorum. Oxonii, 1741. xvi + 576 pp., 85 pls.

Grolle R., Long D. G. An annotated check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of Europe and Macaronesia // J. Bryol. 2000. Vol. 22. P. 103—140.

Ignatova E. A., Ignatov M. S., Seregin A. P. et al. Bryophyte flora of the projected Utrish Nature Reserve (North-West Caucasus, Russia) // Arctoa. 2005. Vol. 14. P. 39—48.

Isoviita P. Dillenius's 'Historia muscorum' as the basis of Hepatic nomenclature and S.O. Lindberg's collection of Dillenian bryophytes // Acta Bot. Fenn. 1970. 89. 28 p.

Konstantinova N. A., Potemkin A. D., Schljakov R. N. Check-list of the Hepaticae and Anthocerotae of the former USSR // Arctoa. 1992. Vol. 1. P. 87—127.

Linnaeus C. Species plantarum... 1753. Vol. 2. Holmiae, 1959. P. 561—1200.

Micheli P. A. Nova Plantarum Genera... Florentiae, 1729. 234 p.

Nees von Esenbeck C. G. Naturgeschichte der europäischen Lebermoose mit Erinnerungen aus dem Riesengebirge. Vol. 4. Breslau, 1838. 541 p.

Potemkin A. D. The Hepaticae of the Yamal Peninsula, West Siberian Arctic // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 57—101.

Schuster R. M. The Hepaticae and Anthoeerotae of North America east of the hundredth meridian. Chicago, Field Museum of Natural History, 1992. Vol. 6. xvii + 937 pp.

The Linnaean Plant Name Typification Project. The Natural History Museum, London, 2008 — http://www.nhm.ac.uk/research-curation/projects/linnaean-typification/

SUMMARY

Nomenclature of *Marchantia polymorpha* is outlined in historical perspective. Problems caused by lectotypification of *M. polymorpha* are considered. Present correct definition of *M. polymorpha* is explained.

УДК 582.751.9 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 12

© И. О. Бузунова

РОД *ROSA* (*ROSACEAE*) ВО ФЛОРЕ АБХАЗИИ

I. O. BUZUNOVA. THE GENUS *ROSA* (*ROSACEAE*) IN THE FLORA OF ABKHAZIA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Факс (812) 234-45-12
E-mail: buzunova2004@mail.ru
Поступила 19.06.2008

Приведен обзор видов рода *Rosa* L., произрастающих на территории Абхазии. Дан ключ для определения видов, а также карты их распространения. Проведена лектотипификация двух видов, описанных М. Биберштейном: *Rosa floribunda* Stev. ex Bieb., *Rosa iberica* Stev. ex Bieb.
Ключевые слова: *Rosa*, Абхазия, Кавказ.

Во флоре Абхазии род *Rosa* L. (шиповник) представлен сравнительно небольшим числом видов. В издании «Флора Абхазии» (Колаковский, 1985) указано 9 видов, относящихся к одной секции *Caninae* DC. В последние годы благодаря интенсивным сборам растений сотрудниками Института ботаники Академии наук Абхазии, а также критическому пересмотру материалов, хранящихся в гербариях Москвы (MHA, MW, MOSP), Ростова-на-Дону (RW), С.-Петербурга (LE, LECB), Краснодара (KBA) и Сухуми (SUCH) на территории Абхазии, выявлено 16 дикорастущих видов шиповников. Большинство из них (14) входит в состав секции *Caninae* и 2 — в секцию *Pimpinellifoliae* DC. В пределах секции *Caninae* виды распределены следующим образом: 4 вида относятся к типовой подсекции *Caninae* Christ (*R. canina* L., *R. corymbifera* Borkh., *R. oplisthes* Boiss., *R. boissieri* Crép.), 4 — к подсекции *Rubiginosae* Crép. (*R. agrestis* Savi, *R. floribunda* Stev. ex Bieb., *R. ibe-*

rica Stev. ex Bieb., *R. pulverulenta* Bieb.) и 6 — к подсекции *Vestitae* Christ (*R. hirtissima* Lonacz., *R. pubicaulis* Galushko, *R. ruprechtii* Boiss., *R. tomentosa* Smith, *R. uniflora* Galushko, *R. villosa* L.). Секция *Pimpinellifolia* представлена *R. spinosissima* L. и *R. elasmacantha* Trautv.

Распространение видов шиповников на территории Абхазии приводится на рис. 1—4. Все местонахождения указаны по гербарным образцам, за исключением *R. spinosissima.* Сведения по высотному распределению видов были подчерпнуты из гербарных этикеток, где они указываются далеко не всегда и поэтому носят предварительный характер. Почти от уровня моря, где скалы обрываются в воду, и до высот около 800 м над ур. м. распространены *R. agrestis* и *R. floribunda.* Они встречаются вдоль дорог, на открытых солнечных склонах среди кустарников и приурочены к выходам карбонатных пород. В тех же условиях, но поднимаясь значительно выше, произрастают *R. canina* и *R. corymbifera*, причем *R. canina* отмечена вплоть до высоты 2000 м, настолько это экологически пластичный вид. Верхний лесной и субальпийский пояс представлены главным образом видами из подсекции *Vestitae.* Это *R. villosa*, единственное подтвержденное местонахождение которой находится в ущелье р. Геги на высоте 1700 м, а также *R. tomentosa*, *R. hirtissima* и *R. ruprechtii.* На территории Европы виды этой подсекции довольно стабильно приурочены к формации дубовых лесов из *Quercus robur* L. Большой интерес представляет находка *R. pubicaulis* и *R. uniflora*, также из подсекции *Vestitae*, которые были описаны с северных склонов Главного Кавказского хребта и для южных склонов не приводились. На этих же высотах отмечена *R. iberica* и виды из родства *R. dumalis* Bechst. подсекции *Caninae* — *R. oplisthes* и *R. boissieri.* В наиболее суровых климатических условиях на высотах 2250—2300 м произрастает карликовый кустарник *R. pulverulenta.* Изредка на этих же высотах встречаются *R. hirtissima* и *R. ruprechtii*, но в угнетенной форме. Их можно обнаружить около крупных валунов или в небольших западинах, где условия обитания несколько смягчены. Кроме перечисленных видов, по одному местонахождению известны *R. spinosissima* (мыс Пицунда) и *R. elasmacantha* (ущелье р. Кодор).

Приводим конспект и ключ для определения дикорастущих видов шиповников флоры Абхазии. Общее распространение указано по районам, принятым в издании «Конспект флоры Кавказа», при подготовке которого и была выполнена данная работа.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Цветки без прицветников; лепестки белые или кремовые. Чашелистики по краю цельные, без боковых долек, при плодах обращенные вверх и сохраняющиеся. Плоды шаровидные или приплюснуто-шаровидные, от темно-фиолетовых до почти черных 2

\+ Цветки с прицветниками, лепестки от белых до различного оттенка розовых. Чашелистики (иногда только наружный) с хорошо заметными боковыми дольками, опадающие по мере созревания плодов, или неопадающие. Плоды от шаровидных до эллипсоидальных, красные 3

2. Шипы в верхней части генеративных побегов прямые, игловидные, более или менее равномерно рассеянные по побегу . . . . 1. *R. spinosissima*

\+ Шипы в верхней части генеративных побегов двоякого типа: прямые, игловидные, более или менее равномерно рассеянные по побегу, перемежающиеся немногочисленными, уплощенными, вытянутыми вдоль побега, дельтовидными шипами . . . . 2. *R. elasmacantha*

3. Листочки с обеих сторон или только снизу с обильными железистыми волосками; зубцы по краям листочков сложные, дважды-трижды зубчатые. Цветоножки, гипантии и чашелистики преимущественно густо железисто-щетинистые 4

\+ Листочки без железистых волосков или с редкими железистыми волосками по рахису и средней жилке на нижней стороне листочков; зубцы по краям листочков простые, иногда с дополнительными зазубринками на отдельных зубцах. Цветоножки, гипантии и чашелистики голые, реже рассеянно железисто-щетинистые 13

4. Листочки с обеих сторон густоволосистые, бархатистые от обильных прижатых простых волосков; железистые волоски обычно мелкие, часто скрытые под густым опушением из простых волосков 5
+ Листочки без простых волосков или рассеянно-волосистые, обычно с обильными крупными железистыми волосками 10
5. Стилодии в верхней, выступающей из гипантия части голые или рассеянно-волосистые, вместе с рыльцами образуют рыхлую кистевидную головку, приподнимающуюся над поверхностью нектарного диска. Чашелистики при плодах вниз отогнутые, опадающие до созревания плодов. Шипы серповидно-изогнутые, немногочисленные, рассеянные по стеблю. Кустарник до 2.5 м выс. . . . . 12. *R. tomentosa*
+ Стилодии в верхней, выступающей из гипантия части густоволосистые, вместе с рыльцами образуют плотную полушаровидную головку, почти полностью закрывающую поверхность нектарного диска или немного приподнимающуюся над ним. Чашелистики, при плодах обращенные косо или почти вертикально вверх, неопадающие при зрелых плодах. Шипы серповидно-изогнутые или прямые 6
6. Шипы в верхней части генеративных побегов разного типа: прямые, округлые или слегка уплощенные в основании, перемежающиеся игловидными шипиками различной длины 7
+ Шипы в верхней части генеративных побегов одного типа: прямые, округлые в сечении 9
7. Молодые побеги, а иногда и крупные шипы, опушенные простыми волосками 8
+ Молодые побеги без опушения простыми волосками. Шипы прямые, горизонтально отстоящие или направленные немного вверх, реже слегка изогнутые . . . . 16. *R. ruprechtii*
8. Кустарник 0.2—0.3 м выс. Крупные шипы прямые, в основании округлые, горизонтально отстоящие или направленные немного вверх, перемежающиеся многочисленными мелкими шипиками . . . . 13. *R. pubicaulis*
+ Кустарник 1—1.5 м выс. Крупные шипы серповидно-изогнутые, в основании слегка уплощенные, мелкие шипики немногочисленные . . . . 14. *R. hirtissima*
9. Приземистый кустарник 0.3—0.6 м выс. Листочки от округлых до широкоэллиптических . . . . 15. *R. uniflora*
+ Высокий кустарник 1—2(2.5) м выс. Листочки эллиптические или продолговато-эллиптические, реже обратнояйцевидные с заостренной верхушкой и округлым или ширококлиновидным основанием . . . . 11. *R. villosa*
10(4). Кустарник 0.3—0.6 м выс. Шипы на генеративных побегах разного типа: крупные шиловидные или слегка серповидно изогнутые, перемежающиеся игловидными шипиками, а также железистыми щетинками и железистыми волосками. Листочки широкоэллиптические, с закругленной или туповато заостренной верхушкой и ширококлиновидным основанием, с обеих сторон с частыми железистыми волосками . . . . 9. *R. pulverulenta*
+ Кустарник 1—2 м выс. Шипы на генеративных побегах однотипные, серповидно изогнутые. Чашелистики при плодах отогнуты вниз, долго сохраняющиеся или опадающие до созревания плодов 11
11. Листочки обратнояйцевидные или эллиптические с туповатой верхушкой, с обеих сторон с обильными крупными железистыми волосками, без простых волосков или с немногочисленными волосками по рахису и средней жилке на нижней стороне листочков. Чашелистики при плодах распростертые или отогнутые вниз, долго сохраняющиеся; цветоножки обычно равны или короче длины гипантия, густо железисто-щетинистые . . . . 10. *R. iberica*
+ Листочки от удлиненно до широкоэллиптических, чашелистики опадают в начале созревания плодов 12
12. Листочки удлиненно-эллиптические, с обеих сторон без простых волосков. Лепестки обычно белые . . . . 7. *R. agrestis*
+ Листочки эллиптические или яйцевидные, сверху рассеянно, снизу гуще опушены простыми волосками. Лепестки розовые . . . . 8. *R. floribunda*
13(3). Отверстие в нектарном диске узкое, составляет 1/5—1/4 часть его диаметра. Стилодии в верхней, выступающей из гипантия части голые или негусто волосистые. Чашелистики опадают по мере созревания плодов 14
+ Отверстие в нектарном диске широкое, составляет 1/3—1/2 часть его диаметра. Стилодии в верхней, выступающей из гипантия, части густоволосистые, вместе с рыльцами образуют плотную полушаровидную головку, прикрывающую поверхность нектарного диска. Чашелистики, обычно сохраняющиеся на зрелых плодах 15
14. Листочки без простых волосков или с единичными волосками по средней жилке на нижней стороне листочков . . . . 3. *R. canina*
+ Листочки с обеих сторон или только снизу с обильными простыми волосками . . . 4. *R. corymbifera*
15. Листочки без простых волосков или с единичными волосками по средней жилке на нижней стороне листочков . . . . 5. *R. oplisthes*
+ Листочки с обеих сторон или только снизу с обильными простыми волосками . . . . 6. *R. boissieri*

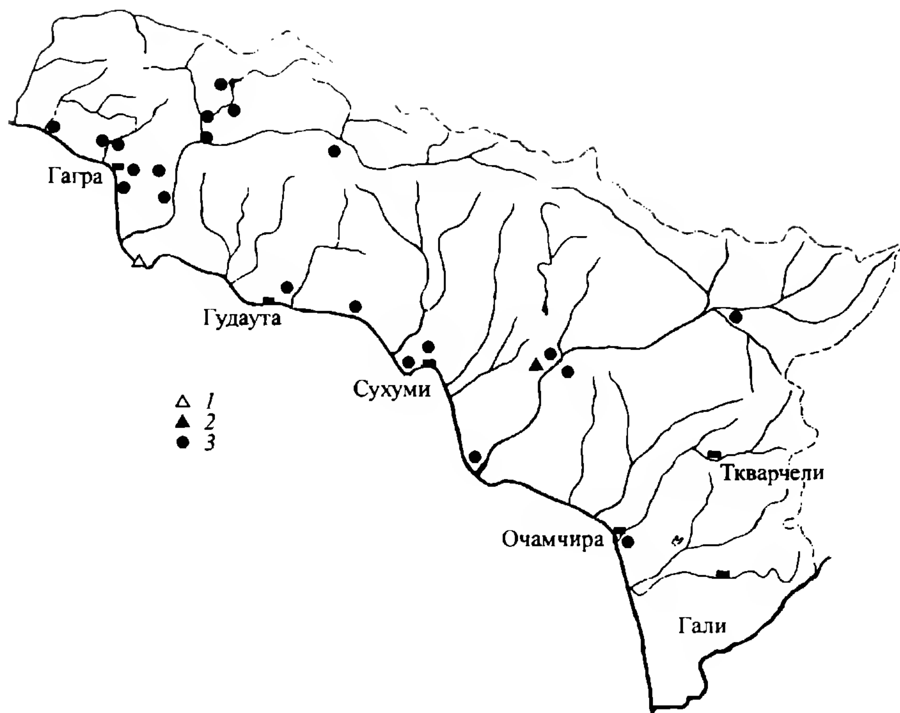


Рис. 1. Распространение *Rosa spinosissima* (*1*), *R. elasmacantha* (*2*) и *R. canina* (*3*) на территории Абхазии.

1. *R. spinosissima* L., 1753, Sp. Pl. : 491; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 337, p. p.; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 470, p. p. (excl. syn. *R. altaica* Willd.); Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 491, p. p.; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 112, p. p., excl. var. *myriacantha* и var. *elasmacantha*; Хржан., 1958, Розы : 408; Колак., 1961, Раст. мир Колх. : 405. — *R. pimpinellifolia* L., 1759, Syst. Nat., ed. 10, 2 : 1062; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 265; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146 (рис. 1, *1*).

Описан из Европы: «in Europa». Лектотип (Turland in Cafferty and Jarvis, 2002 : 543): «Herb. Burser, XXV : 31 (UPS)».

На открытых меловых и известняковых каменистых склонах среди кустарников, под пологом светлых сосновых лесов.

Общее распространение: Атл., Сев. (юг), Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. (юг) Европа; Средиз.; Сев. (юг), Юго-Зап. (Иран, Турция), Ср., Центр. (сев.), Вост. Азия.

Для Абхазии вид приводится А. А. Гроссгеймом (1952), С. А. Литвинской и Ю. А. Постарнак (2000) и С. М. Читанава (2004). В перечисленных выше гербарных хранилищах образцов сборов этого вида не обнаружено, однако мы включаем его в состав флоры Абхазии в отличие от А. А. Колаковского (1985), который исключил *R. spinosissima* из второго издания «Флоры». Следует учесть, что частично коллекции с территории Абхазии были утрачены в 1990-х годах, а сама территория, особенно ее труднодоступные горные районы, изучена далеко недостаточно.

2. *R. elasmacantha* Trautv., 1869, Ind. Sem. Hort. Petrop. : 25; Хржан., 1958, Розы : 417. — *R. pimpinellifolia* L. var. *elasmacantha* (Trautv.) Crép., 1879, Bull. Soc. Bot. Belg. 28 : 376; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 492. — *R. spinosissima* L. var. *elasma-*

cantha (Trautv.) Grossh., 1934, Фл. Кавк. 4 : 337; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 492; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 112 (рис. 1, *2*).

В протологе место сбора образца, по которому описан новый таксон, не указано, а «locus classicus» приведено только для разновидностей — *R. elasmacantha* var. *platyacantha* Trautv. и *R. elasmacantha* var. *leptocantha* Trautv. Первая из них описана с Кавказа: «Hab. in Abchasia et Armenia rossica (Lagowski)», вторая — с территории Казахского мелкосопочника: «Hab. in convallibus montium Ulutau Songoriae (Schrenk)». Лектотип вида не обозначен.

На открытых щебнисто-каменистых склонах в нижней части гор.

Общее распространение: Юго-Зап. (Иран?), Ср. Азия.

От *R. spinosissima* отличается стеблями, покрытыми наряду с частыми игловидными шипами плоскими дельтовидными шипами, вытянутыми вдоль стебля. Подобная дельтовидная форма шипов наиболее ярко выражена у китайских видов из секции *Sericeae* DC. (*R. omeiensis* Rolfe, *R. sericea* Lindl.), причем у некоторых экземпляров длина шипов может в 2—3 раза превышать их высоту. С. В. Юзепчук (1941 : 474) в примечании к данному виду высказывает сомнение относительно его произрастания на Кавказе: «растение описано по сборам Лаговского, якобы происходящим из Абхазии и Армении, где растение более никем не собиралось и, по-видимому, не растет». Однако поздиее Г. Г. Гаджиева (1983) подтвердила произрастание данного вида в Грузии (вне территории Абхазии), а также в верховьях р. Кубань: «Карачаево-Черкессия, по дороге на Клухорский перевал, окр. села Учкулан, близ кладбища, 13 VIII 1946, Кемулярия-Натадзе и др. (TBI)». В гербарии Тартуского университета (TU), как оказалось, хранится образец *R. elasmacantha* из того же пункта, но собранный значительно раньше: «Верховья Кубани, Учкулан, по каменистым склонам, 27 VI 1900, Desoulavy». Эти находки не исключают повторного нахождения данного вида и на территории Абхазии.

3. *R. canina* L., 1753, Sp. Pl. : 491; Альбов, 1895, Матер. фл. Колх. : 74; Лонач., 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 30 : 6; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 333; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 502; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 504; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 116; Хржан., 1958, Розы : 177; Дмитриева, 1959, Опред. раст. Адж. : 57; Колак., 1961, Раст. мир. Колх. : 406; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 293; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 216; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 76; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146. — *R. caucasica* Pall., 1788, Fl. Ross.1, 2 : 62. — *R. calycina* Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 349 (рис. 1, *3*).

Описан из Европы: «in Europa». Лектотип вида не обозначен.

В светлых лесах, по лесным полянам и опушкам, окраинам полей и обочинам дорог в лесном, реже в субальпийском поясе.

Общее распространение: Атл., Сев. (юг), Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. (юго-зап. районы) Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср. Азия; Афр. (сев.).

Один из наиболее распространенных и изменчивых видов Абхазии и Кавказа в целом. Легко образует гибриды с другими видами этой же секции. А. А. Лоначевский (1913) для Батумской области Западного Закавказья приводит 8 разновидностей *R. canina*, из которых 6 описываются впервые. Эти разновидности выделены им по наличию или отсутствию железистого опушения на цветоносах, гипантиях и чашелистиках, величине видимой части столбиков, выступающих из гипантия, и густоте их опушения и по другим признакам. Подобные разновидности *R. canina* можно встретить и на территории Абхазии, но следует учесть, что в Западной Европе *R. canina* гибридизирует с теми же видами, что и в Закавказье, — *R. agrestis*, *R. corymbifera*, *R. tomentosa*, *R. villosa* и некоторые из этих разновидностей уже

были описаны, так что их таксономия требует специального исследования. В чистом виде *R. canina* встречается довольно редко.

4. *R. corymbifera* Borkh., 1790, Vers. Forstbot. Beschr. : 319; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 503; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 506; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 118; Хржан., 1958, Розы : 184; Колак., 1961, Раст. мир Колх. : 406; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 293; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 217; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 77; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146. — *R. dumetorum* Thuill., 1799, Fl. Paris, ed. 2 : 250; Лонач., 1913, Вестн. Тифл. бот. сада, 30 : 1; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 334. — *R. taurica* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 394 (рис. 2, *1*).

Описан из Германии, окр. Дармштадта: «Bei Arheilgen in den Zaunen». Лектотип вида не обозначен.

В светлых лесах, по лесным полянам и опушкам, окраинам полей и обочинам дорог в лесном поясе.

Общее распространение: Атл., Сев. (юг), Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. (юго-зап. районы) Европа; Средиз.; Юго-Зап., Ср., Центр. (сев.-зап.) Азия; Афр. (сев.).

5. *R. oplisthes* Boiss., 1872, Fl. Or. 2 : 674; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 274; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146. — *R. svanetica* Crép., 1900, Acta Horti Petrop. 16 : 138; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 334; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 491, p. p.; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 500; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 124; Хржан., 1958, Розы : 242. — *R. glauca* auct. fl. cauc. non Vill. ex Loisel.: Альбов, 1895, Матер. фл. Колх. : 74 (рис. 2, *2*).

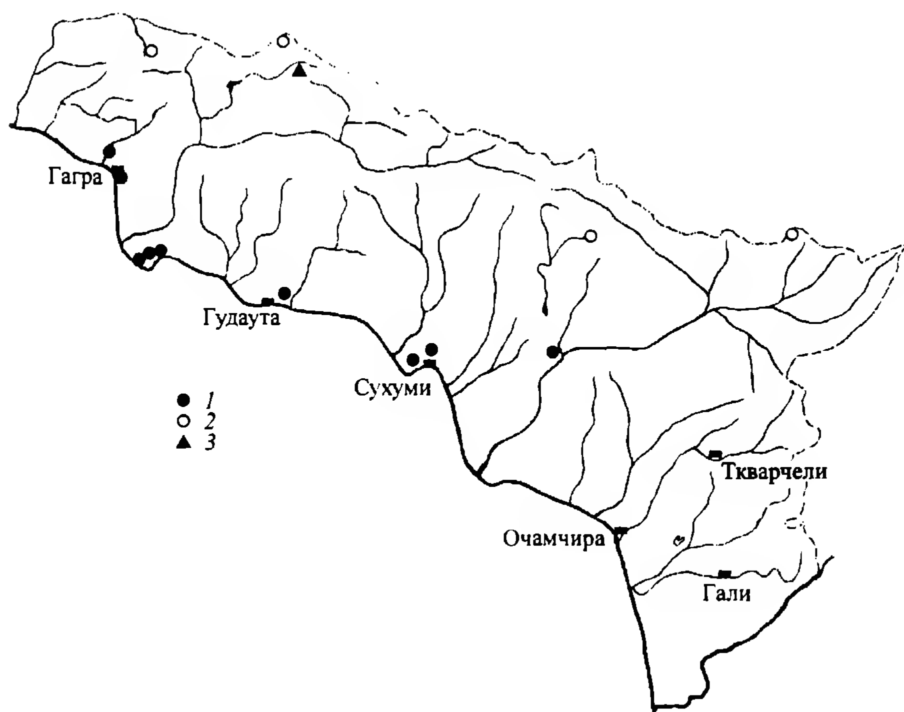


Рис. 2. Распространение *Rosa corymbifera* (*1*), *R. oplisthes* (*2*) и *R. boissieri* (*3*) на территории Абхазии.

Описан с Кавказа: «Hab. in Caucaso orientali, Daghestania inter Chuschtada et Tindi 5000' et in Pschawiae monte Borbalo 6000' (Rupr[echt]!)». Лектотип вида не обозначен (Syntypi — G, LE!).

В верхнем лесном поясе по опушкам, берегам рек и ручьев.

Общее распространение: Юго-Зап. (Иран, Турция) Азия.

6. *R. boissieri* Crép., 1869, Bull. Soc. Bot. Belg. 8 : 340; Альбов, 1895, Матер. фл. Колх. : 75; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 334; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 490; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 497; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 124; Хржан., 1958, Розы : 329 (sect. *Cinnamomeae* DC.); Дмитриева, 1959, Опред. раст. Адж. : 67; Колак., 1961, Раст. мир Колх. : 406; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 272; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 216; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 76; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146 (рис. 2, *3*).

Описан с территории Турции: «Valée de Djimil (Lasistan) vers 2000 m d'altitude, N 514». Holotypus — G.

В верхнем лесном и субальпийском поясах по лесным опушкам и полянам.

Общее распространение: Юго-Зап. (Иран, Турция) Азия.

7. *R. agrestis* Savi, 1798, Fl. Pisan. 1 : 475; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 497. — *R. micrantha* auct. fl. cauc. non Smith: Альбов, 1895, Матер. фл. Колх. : 75; Лонач., 1912, Тр. бот. сада Юрьев. ун-та, 13 : 105; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 335, p. p.; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 499; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 119; Колак., 1961, Раст. мир Колх. : 406; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 284, p. p.; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 216; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 76; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146 (рис. 3, *1*).

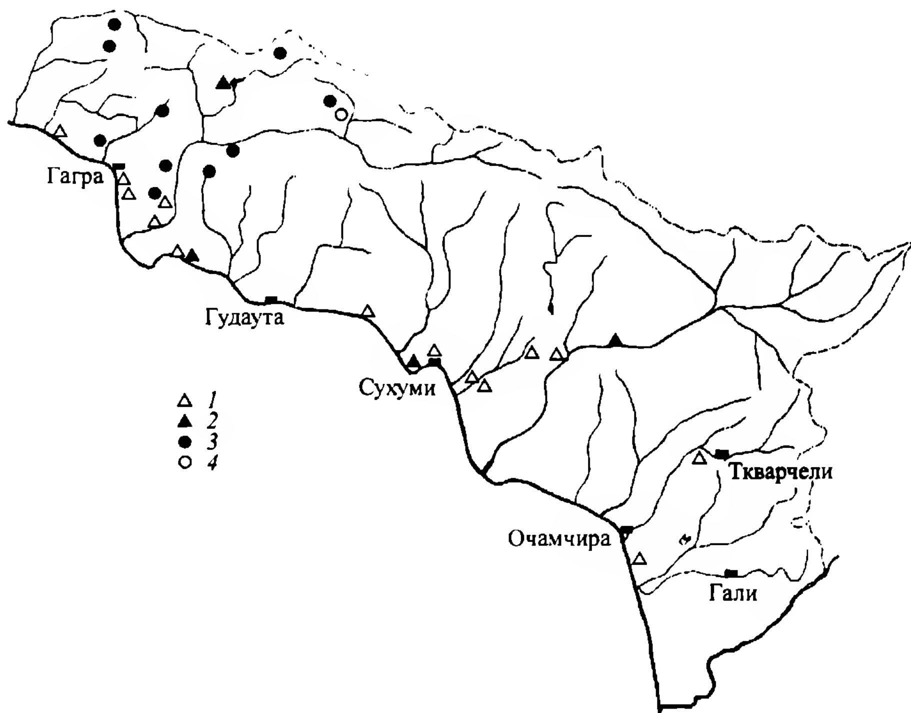


Рис. 3. Распространение *Rosa agrestis* (*1*), *R. floribunda* (*2*), *R. pulverulenta* (*3*) и *R. iberica* (*4*) на территории Абхазии.

Описан из Южн. Европы: «Trovasi nelle Siepi, nella Selva, e nel Monte Pisano». Местонахождение типа неизвестно.

Открытые каменистые склоны лесного пояса.

Общее распространение: Атл., Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. (южн. районы) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция), Азия; Афр. (сев.).

В. Г. Хржановский (1958) *R. agrestis* для Кавказа не приводит. Для Зап. Закавказья он указывает *R. koslowskii* Chrshan., вид, описанный из окрестностей г. Боржоми, и *R. floribunda* Stev. ex Bieb., описанный из Крыма.

8. *R. floribunda* Stev. ex Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 343; Хржан., 1958, Розы : 296; Манден., 1964, Опред. раст. Груз. 1 : 137; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 217; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146. — *R. micrantha* auct. fl. taur. et cauc. non Borrer ex Smith: Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 335, p. p.; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 497; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 116; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 284, p. p. — *R. klukii* auct. fl. cauc. non Bess.: Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 509; Колак., 1961, Раст. мир Колх. : 406 (рис. 3, *2*).

Описан из Крыма: «in Tauriae herbidis campestribus: in collibus circa Bosphorum». Lectotypus (Buzunova, hoc loco): «Sympheropol, 1814 [N 1060308-H]» (H!) (Syntypi — H, LE, MW).

На открытых каменистых склонах.

Общее распространение: Вост. Европа (юг); Юго-Зап. (Турция) Азия.

Этот вид, по мнению В. Г. Хржановского (1958), довольно широко распространен по территории Вост. и Южн. Закавказья, а для Зап. Закавказья отмечен только один раз — Кутаисский р-н, окр. Сочавского озера.

9. *R. pulverulenta* Bieb., 1808, Fl. Taur.-Cauc. 1 : 399; id., 1819, l. c. 3 : 344; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 335; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 498; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 120; Хржан., 1958, Розы : 313; Дмитриева, 1959, Опред. раст. Адж. : 68; Колак., 1961, Раст. мир Колх. : 406; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 290; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 219; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 147. — *R. glutinosa* auct. fl. cauc. non Sibth. et Smith: Boiss., 1872, Fl. Or. 2 : 679, p. p.; Альбов, 1895, Матер. фл. Колх. : 75; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 499 (рис. 3, *3*).

Описан с Кавказа: «Habitat in collibus circa acidulam Narzana Caucasi subalpini». Holotypus: «Ex Caucaso Cabardinico, circa Narzana lecta a. 1803» (LE!).

На открытых каменистых склонах в верхнем лесном и субальпийском поясах.

Общее распространение: Юго-Зап. (Иран, Турция) Азия.

10. *R. iberica* Stev. ex Bieb., 1819, Fl. Taur.-Cauc. 3 : 345; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 494; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 498; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 120; Хржан., 1958, Розы : 326; Дмитриева, 1959, Опред. раст. Адж. : 68; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 282; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 218; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146 (рис. 3, *4*).

Описан с Кавказа (Цхинвали): «Habitat circa oppidum Krzchinval Iberiae occidentalis». Lectotypus (Buzunova, hoc loco): «circa oppidum Krzchinval» (LE!) (Isolectotypus — H).

В лесном и субальпийском поясах на опушках и полянах, по берегам рек и ручьев.

Общее распространение: Юго-Зап. (Иран, Турция), Ср. (Копет-Даг) Азия.

11. *R. villosa* L., 1753, Sp. Pl : 491; Альбов, 1895, Матер. Фл. Колх. : 76; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 147. — *R. pomifera* Herrn., 1762, Diss. Rosa : 16; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 336; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 489; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 495;

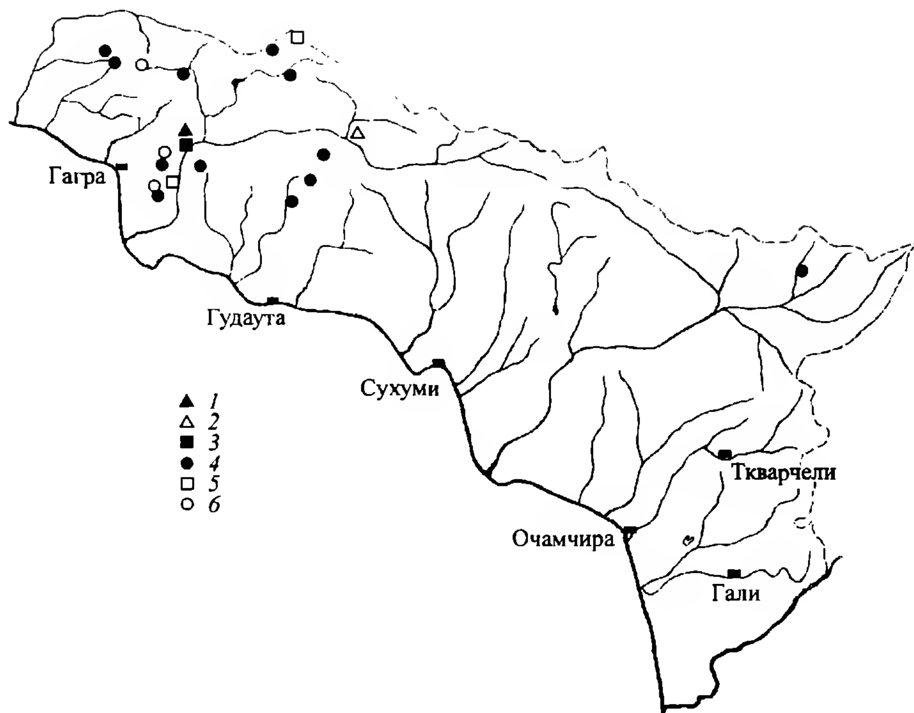


Рис. 4. Распространение *Rosa villosa* (*1*), *R. tomentosa* (*2*), *R. pubicaulis* (*3*), *R. hirtissima* (*4*), *R. uniflora* (*5*) и *R. ruprechtii* (*6*) на территории Абхазии.

Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 120; Хржан., 1958, Розы : 313; Дмитриева, 1959, Опред. раст. Адж. : 67; она же, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 75. — *R. mollis* auct fl. cauc. non Smith: Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 290 (рис. 4, *1*).

Описан из Южн. Европы: «in Europa australi». Lectotypus (Nilsson, 1972) : «Herb. Linn. N 652.16 (LINN, photo LE!)».

В лесах, на лесных полянах и опушках, каменистых склонах.

Общее распространение: Атл., Сев. (юг), Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. (цент. и южн. районы) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Иран, Турция) Азия.

12. *R. tomentosa* Smith, 1800, Fl. Brit. 2 : 539; Юз., 1941, во Фл. СССР, 10 : 488, p. p.; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 494; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 122, p. p.; Хржан., 1958, Розы : 251, p. p.; Дмитриева, 1959, Опред. раст. Адж. : 68; Колак., 1961, Раст. мир Колх. : 406; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 281; Дмитриева, 1990, Опред. раст. Адж., изд. 2, 1 : 75; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 147 (рис. 4, *2*).

Описан из Англии: «about London». Лектотип вида не обозначен.

Среди кустарников, на лесных полянах и опушках.

Общее распространение: Атл., Сев. (юг), Центр., Южн., Юго-Вост., Вост. (зап. районы) Европа; Средиз.; Юго-Зап. (Турция) Азия.

13. *R. pubicaulis* Galushko, 1960, Бот. матер. (Ленинград), 20 : 208; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 113 (рис. 4, *3*).

Описан из Зап. Кавказа: «Большой Кавказ, Теберда, по р. Джемагат вблизи впадения в нее р. Эпчик, 1 VIII 1957, А. Галушко». Holotypus: «Северный Кав-

каз, Теберда, ущелье р. Джемагат вблизи впадения в нее р. Эпчик, сухой склон, 1 VIII 1957, А. Галушко» (LE!).

По сухим травянистым склонам среди кустарников.

Общее распространение: эндемик Большого Кавказа.

Известно одно местонахождение из субальпийского пояса Гагринского хребта. Для флоры Закавказья (Туапсе-Адлерский р-н) вид приводится И. Н. Тимухиным (2008).

14. *R. hirtissima* Lonacz.,1912, Тр. Бот. сада Юрьев. ун-та. 13 : 107; Гроссг., 1934, Фл. Кавк. 4 : 336; Сосн., 1949, во Фл. Груз. 5 : 496; Гроссг., 1952, Фл. Кавк., изд. 2, 5 : 123; Хржан., 1958, Розы : 225; Колак., 1961, Раст. мир Колх. : 405; Манден., 1980, во Фл. Груз., изд. 2, 6 : 279; Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 217; Читанава, 2004, Фл. Колх. : 146. — *R. mollis* auct. fl. cauc. non Smith: Альбов, 1895, Матер. фл. Колх. : 76, p. p. (рис. 4, *4*).

Описан из Зап. Закавказья: «Hab. in A. W. Abchasia, montes Erzoch, zona subalpina, 5.VII.02, fl. Woronow». Lectotypus (Хржановский, 1958): «in A. W. Abchasia montes Erzoch, zona subalpina» (LE!).

В кустарниках субальпийского пояса.

Общее распространение: Юго-Зап. (Турция) Азия.

Н. М. Альбов (1895 : 76) приводит пять разновидностей *R. mollis* [sine nom.] для Колхиды, из которых одна имеет опушенные побеги «Forme sétigère, à ramuscules pubescentes, ..», что для *R. mollis* нехарактерно и отличает этот вид от *R. hirtissima*. Остальные четыре разновидности не сопровождаются какими-либо, хотя бы краткими, примечаниями, и определить их таксономическую принадлежность без изучения гербарных образцов не представляется возможным.

15. *R. uniflora* Galushko, 1959, Бот. матер. (Ленинград), 19 : 212; Галушко, 1980, Фл. Сев. Кавк. 2 : 114 (рис. 4, *5*).

Описан с Северного Кавказа: «Большой Кавказ, Кабарда, по р. Малке, 2 км ниже с. Лахран, сосновый лес левого борта ущелья, 24 VII 1957 [err. 27 VII 1957], А. Галушко». Holotypus: «Северный Кавказ, Кабардино-Балкария, Малка, в 2—3 км ниже Большого Лахрана, сосновый лес, 24 VII 1957, А. Галушко».

В субальпийском поясе на открытых каменисто-щебнистых или задернованных травянистых склонах.

Общее распространение: эндемик Большого Кавказа.

Ранее для флоры Закавказья вид не приводился. Известны два экземпляра из субальпийского пояса Гагринского хребта. Расхождение в датах на гербарной этикетке и в протологе можно отнести за счет типографской опечатки.

16. *R. ruprechtii* Boiss., 1972, Fl. Or. 2 : 682; Хржан., 1958, Розы : 232. — *R. mollis* auct. fl. cauc. non Smith: Колак., 1985, Фл. Абх., изд. 2, 3 : 219 (рис. 4, *6*).

Описан с Вост. Кавказа: «Hab. in Tuschetia Caucasi orientalis supra Zokalto, 5500'—6000' Rupr[echt]!». Holotypus: «Caucasus orientalis. Tuschetia, supra Zokalto, inter 860—950 hex., 28 VII 1861, Ruprecht» (LE!).

По лесным опушкам и зарослям кустарников в среднем и верхнем поясах гор.

Общее распространение: Юго-Зап. (Турция) Азия.

Из культивируемых видов шиповников следует отметить два — *R. gallica* L. и *R. multiflora* Thunb., которые распространились в последние годы по территории Абхазии, так как служили подвоем для сортовых роз, украшавших ранее сады и парки многочисленных здравниц. Особенно обращает на себя внимание *R. multi-*

flora. Как оказалось, этот вид морозоустойчив, устойчив к повреждению многочисленными вредителями и декоративен. Используется населением для живых изгородей.

Флора Абхазии богата эндемами, причем большинство из них это древние реликтовые виды (Колаковский, 1961; Адзинба, 1987). Эндемов Колхиды среди роз на данный момент не выявлено, но некоторые шиповники Абхазии являются эндемами Большого и Малого Кавказа, точнее, их субальпийской зоны, где они приурочены к каменистым и щебнистым лугам высокогорий. По мнению А. А. Колаковского (l. c. : 27), «исторический процесс развития высокогорной флоры и растительности на Большом и Малом Кавказе отличается многими сходными чертами. Вследствие этого флору и растительность высокогорного района Колхиды нельзя рассматривать изолированно от этой своеобразной „альпийской" флоры и растительности Большого и Малого Кавказа».

Сравнение списков видов шиповников Абхазии и сопредельных территорий северных склонов Главного Кавказского хребта, в частности Тебердинского заповедника (в пределах верхнего лесного и субальпийского поясов), показало большое сходство этих районов по видовому составу. На северных склонах нет *R. agrestis* и *R. floribunda*, но виды из подсекции *Vestitae* аналогичны абхазским. Общими являются также *R. pulverulenta*, *R. iberica*, *R. canina*, *R. corymbifera*, *R. boissieri* и *R. oplisthes*. Какова иричина выявленного сходства? Род роза — это древний род. Ископаемые остатки шиповников были обнаружены в толщах датируемых эоценом (Basinger, 1976), т. е. имеющих возраст около 50 млн лет. Однако в эту эпоху и позднее (олигоцен и нижний миоцен) флорв Кавказа, представлявшего из себя ряд островов омываемых теплым олигоценовым морем, носила отпечаток чисто тропической флоры (Кузнецов, 1909). Виды же шиповников вышеназванных секций относятся к мезофитам и ксеромезофитам, т. е. могли появиться во флоре Кавказа значительно позже, в тот период, когда ироисходила аридизация климата, и когда уже были сформированы виды сравнительно молодой секции *Caninae* с их своеобразным типом размножения (облигатной некратной полиплоидией). В верхнем миоцене (меотический ярус) исчезает морской пролив между Большим и Малым Кавказом в результате совместного воздействия двух факторов — общей аридизации климата и поднятия Кавказских гор (продолжающегося до настоящего времени). Начиная с сармата на Кавказе существует богатейшая флора, которая, по мнению А. А. Колаковского (2002 : 20), «подчинялась законам гор, также укладывалась в схему вертикальной поясности; ...были обнаружены несомненные, хотя и редкие, остатки растений верхнего лесного пояса в виде пихты, березы, высокогорной лещины, бука и некоторых других пород умеренного климата». Каково же было место шиповников в составе растительности того времени? Вероятно, уже с верхнего миоцена они входили в состав умеренной лесной флоры, занимая открытые пространства (поляны, опушки, выходы скальных пород). Субтропические леса поднимались тогда довольно высоко в горы, а, по-видимому, вершины Главного Кавказского хребта были облесены видами умеренной флоры, в частности дубом. При похолодании климата и поднятии горного массива, когда вершины гор стали мало приспособлены для обитания вндов умеренной флоры, растения стали спускаться вниз как по южному, так и по северному склонам, сохранив свое место в растительных ценозах, и, одновременно, трансформируясь в верхних поясах в альпийские и субальпийские собственно кавказские виды. В составе шиповников флоры Абхазии можно выделить несколько групп видов, сходных по происхождению и дальнейшему историческому развитию. Это собственно кавказские виды (*R. pubicaulis, R. uniflora*), крымско-кавказские (*R. floribunda*), малоазиат-

ско-кавказские (*R. pulverulenta*) и европейско-малоазиатско-кавказские (*R. villosa*, *R. tomentosa*), что показывает близость флоры Абхазии флоре Европы и Средиземноморья, кавказско-среднеазиатские (*R. elasmacantha*), европейско-субсредиземноморско-среднеазиатские (*R. canina*, *R. corymbifera*) и лавразийские (*R. spinosissima*). Так на примере одного рода можно проследить достаточно сложную историю становления флоры этой части Кавказской горной системы.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 02-04-49876).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Адзинба З. И. Эндемы флоры Абхазии (география и экотопология). Тбилиси, 1987. 120 с.

Альбов Н. М. Материалы для флоры Колхиды // Тр. Тифлис. бот. сада. 1895. Вып. 1. 287 с.

Гаджиева Г. Г. Шиповники (*Rosa* L., *Rosaceae*) из подрода *Chamaerhodon* Dumort. во флоре Кавказа // Новости систематики высших растений. 1983. Т. 20. С. 121—126.

Гроссгейм А. А. Род *Rosa* L. — шиповник, роза / Флора Кавказа. Изд. 2. М.; Л., 1952. Т. 5. С. 107—126.

Колаковский А. А. Растительный мир Колхиды. М., 1961. 460 с.

Колаковский А. А Род *Rosa* L. — Роза, Шиповник; Алахкцвымх (абх.); Аскили, Варди (груз.) / Флора Абхазии. Изд. 2. Тбилиси, 1985. Т. 3. С. 215—219.

Колаковский А. А. Средиземногорная область — арена эволюции флоры северного полушария. Сухуми, 2002. 83 с.

Конспект Флоры Кавказа / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. СПб., 2003. Т. 1. 204 с.

Кузнецов Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. Акад. наук. Физ.-мат. отд. Сер. 8. 1909. Т. 24. № 1. С. 1—174.

Литвинская С. А., Постарнак Ю. А. Сосна пицундская — редкий вид черноморского побережья России (генофонд, ценофонд, экофонд). Краснодар, 2000. 311 с.

Лоначевский А. А. Шиповники Батумской области // Вестн. Тифлис. бот. сада. 1913. Вып. 30. С. 1—14.

Тимухин И. Н. Новые находки сосудистых растений на Западном Кавказе // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 5. С. 789—792.

Хржановский В. Г. Розы. Филогения и систематика. М., 1958. 497 с.

Читанава С. М. Флора Колхиды. Сухуми, 2004. 240 с.

Юзепчук С. В. Род *Rosa* L. // Флора СССР. М.; Л., 1941. Т. 10. С. 431—506.

Basinger J. F. Paleorosa similkameenensis gen. et sp. nov., permineralized flowers (*Rosaceae*) from the Eocene of British Columbia // Canad. J. Bot. 1976. Vol. 54. P. 2293—2305.

Cafferty S., *Jarvis Ch. E.* Typification of Linnaean plant names in *Rosaceae* // Taxon. 2002. Vol. 51. P. 539—545.

Nilsson Ö. Rosa L. / P. H. Davis (ed.). Flora of Turkey and the East Aegean islands. Edinburgh, 1985. Vol. 4. P. 106—128.

SUMMARY

An review of *Rosa* L (*Rosaceae*) from Abkhazia, Caucasus is given. A key for the species identifying is provided together with details of their distribution. The lectotypes are designated for the following species names: *Rosa floribunda* Stev. ex Bieb., *Rosa iberica* Stev. ex Bieb.

УДК 582.683.2 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 12

© В. И. Дорофеев

РОД *LEPIDIUM* (*CRUCIFERAE*) ФЛОРЫ КАВКАЗА

V. I. DOROFEYEV. THE GENUS *LEPIDIUM* (*CRUCIFERAE*) OF THE CAUCASIAN FLORA

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
E-mail: vdorofeyev@yandex.ru
Поступила 12.12.2007
Окоичательный вариаит получен 15.05.2008

В иастоящей работе принимается устоявшаяся точка зрения на объем рода *Lepidium*, которая была высказана ранее (Thellung, 1906; Буш, 1910, 1939; Гроссгейм, 1950). Предлагается новая система рода, включающая 2 подрода, 3 секции и 4 подсекции. Во флоре Кавказа встречается 12 видов рода *Lepidium*, из них 11 представлены в России.

Ключевые слова: *Lepidium*, *Cruciferae*, клоповник, крестоцветиые, Кавказ, систематика, номеиклатура, география, эндемизм, секвснирование.

Род *Lepidium* L. рассматривается в данной работе в традиционном объеме (Thellung, 1906; Буш, 1910, 1939; Гроссгейм, 1950; Котов, 1979), поскольку принятые недавно выводы некоторых зарубежных ученых (Koch et al., 2003; Koch, 2003; Warwick et al., 2006; Al-Shehbaz et al., 2006) превращают род в собрание далеких и весьма обособленных таксономических групп.

Исследование рода *Lepidium* в последнее время переживает некоторый подъем. Большое число епециалистов предпринимают попытки его ревизии, оправдывая увеличивающийся объем рода результатами анализа большого числа данных, в том числе и по секвенированию (Koch et al., 2003; Koch, 2003; Warwick et al., 2006). В итоге в настоящее время объем рода вырос до неоправданных размеров. В его пределы были возвращены и добавлены *Cardaria*, *Coronopus* (!?) и *Stroganowia* (Al-Shehbaz et al., 2006). Таким образом, *Lepidium* стал значительно более крупным, чем того заслуживает. Отмечу, что и до этих преобразований род считался одним из ведущих в семействе по числу видов и довольно сложным по своей структуре.

Следует обратить внимание на то, что плоды родов, включенных согласно I.A. Al-Shehbaz с соавт. (2006), в синонимы *Lepidium*, различаются достаточно серьезно. Типовое ядро рода *Stroganowia* имеет односеменные вскрывающиеся, более или менее крупные плоды, причем семена также часто имеют довольно большие размеры, а эпидермис еемениой кожуры характеризуется обильными слизевыми накоплениями. В этом роде представлены многолетние травянистые горные обитатели хорошо дренированных почв.

Род *Cardaria*, о статусе которого было высказано много различных мнений, хотя и сходен внешне е некоторыми *Lepidium*, имеет ряд заметных, на мой взгляд, довольно существенных отличий. Одно из них — строение плодов. Всем известно, что зрелые плоды, во-первых, пузыревидные, а во-вторых, очень редко вскрываются. В связи с этим они в основном опадают в закрытом состоянии. Таким образом облегчается расселение представителей рода по открытым территориям на большие расстояния. У *Lepidium*, разумеется, мы не отмечаем таких признаков.

Что касается рода *Coronopus*, то в этом случае трудно или почти невозможно найти причины, по которым его можно объединить с родом *Lepidium*. У *Coronopus* плод имеет принципиально другое строение, хотя подобно *Lepidium* в каждой его камере формируется одно семя и он вскрывается двумя створками. Кроме того, в этом роде представлены только однолетние растения, что могло бы его сблизить с некоторыми клоповниками. Однако если мы обратим внимание на створки, то уви-

дим, что в данном случае представлена совершенно другая линия эволюции плода, которая отмечается у очень своеобразной древней группы родов, распространенных на всех континентах довольно небольшими географическими фрагментами. Среди представителей этой группы хорошо известны *Megacarpaea*, *Biscutella*, *Megadenia*, *Loxoptera*, *Cremolobus*, *Urbanodoxa* и др. (триба *Cremolobeae* R.Br.). Плод упомянутых родов относится к группе вальватных дробных синкарпиев (Дорофеев, 2004). Их семена при опадании защищены плотно прижатой створкой (семя никогда не покидает створку), чего у *Lepidium*, разумеется, не иаблюдается.

Не могу не коснуться теперь уже достаточно обширных сведений по секвенированию геномов крестоцветных и в связи с этим новой ревизии объема *Lepidium*. Сразу отмечу, что полученные генетические данные, по всей видимости, или понимаются не адекватно (т. е. не обнаружены пока нужные подходы к анализу имеющихся показателей), или результаты секвенирования не дают достоверной информации по филогенетическому родству исследуемых таксонов. Иначе возможно ли представить эволюционную отдаленность *Aethionema* (триба *Aethionemeae*), *Thlaspi* (триба *Thlaspideae*) и *Iberis* (триба *Iberideae*), плоды которых имеют весьма сходную морфологию, или, напротив, родство на уровне трибы *Camelineae* у *Arabidopsis* (стручки с узкой перегородкой и плоскими створками, вальватные многосеменные вскрывающиеся синкарпии), *Camelina* (стручочки с широкой перегородкой и выпуклыми створками, вальватные многосеменные вскрывающиеся синкарпии), *Neslia* (стручочки, ростровые односеменные нераспадающиеся невскрывающиеся синкарпии), *Capsella* (стручочки с узкой перегородкой и вдоль сложенными створками, вальватные многосеменные вскрывающиеся синкарпии), *Turritis* (стручки с узкой перегородкой и почти плоскими створками, вальватные многосеменные вскрывающиеся синкарпии) и др.? А это выводы, основанные на анализе результатов секвенирования!

Маловероятным представляется родство иа уровне трибы *Arabideae* родов *Draba*, *Drabopsis*, *Arabis* и *Schiverecki*a. Последний из них имеет явное родство с родами *Alyssum* и *Berteroa*. Морфологически, экологически, да и географически никак не подкрепляются новые таксономические объемы триб: *Eutremeae* (*Thellungiella* и *Eutrema*), *Thlaspidieae* (*Thlaspi*, *Alliaria*, *Peltaria* и *Sobolewskia*) и др. (Al-Shehbaz et al., 2006). В этой связи, разумеется, не следует забывать, что виды и роды мы по-прежнему различаем морфологически и что материал для секвенирования отбирается только после визуальной аттестации образца. Почему же в этом случае морфология игнорируется на уровне границ рода или на уровне объемов триб? Непонятно.

Согласно новой системе крестоцветных (Дорофеев, 2004), род *Lepidium* относится к подтрибе *Lepidiinae* Prantl трибы *Thlaspideae* DC. надтрибы *Sisymbriidanae* V. Avet. По классификации I. A. Al-Shehbaz et al. (2006), род отнесен к трибе *Lepidieae* DC. Предложенные в данных работах точки зрения на положение *Lepidium* в структуре семейства основываются на общем строении плода.

Следуя выводам первой работы, плоды у *Lepidium* и, например, *Thlaspi*, *Aethionema* относятся к группе вальватных многосеменных вскрывающихся синкарпиев (syncarpia dehiscentes polysperma valvata) (Дорофеев, 2004). Кроме того, внешне хорошо заметно общее сходство плодов. Створки представленных родов сжатые с боков, а рамки узкие.

Морфологические границы рода на данный момент не очень четко очерчены. И хотя это явление нередко в подтрибе *Lepidiinae*, мне пришлось сделать некоторые изменения в объеме рода, что пока согласуется по существу с пониманием объема этого рода большинством исследователей (Carvalho e Vascovcellos, 1964;

Виноградова, 1974; Котов, 1979; Никифорова, 1994; Zhou Taiyan et al., 2001; Дорофеев, 2006).

В данной работе род традиционно подразделяется на секции. Впервые предложено деление на подроды. Кроме того, обращено внимание на неоднородность морфологического строения ряда секций, в связи с чем были намечены подсекции, которые показывают группы наиболее близких видов, иногда разделенных географическими барьерами.

В качестве примера можно вспомнить родственную группу видов: *L. densiflorum* (североамериканский), *L. apetalum* (северо-восточноазиатский, на территории флоры не встречается). Представленные виды имеют относительно небольшой набор отличительных друг от друга признаков, но тем не менее оба, имея общее происхождение, некоторое время развивались в полной изоляции друг от друга. Предки *L. densiflorum* предположительно проникли в Северную Америку во время существования берингийского моста. За относительно небольшой отрезок времени сформировавшийся *L. densiflorum* после открытия Америки проник в Европу, где достаточно быстро распространился, подойдя к западным границам Азии.

Среди кавказских представителей рода нет ни одного эндемика данного района.

Род *Lepidium* на Кавказе включает 12 видов, объединенных в 2 подрода и 4 секции. *L. sativum* во флоре представлен выращиваемыми здесь сортами, которые широко используются как зеленóй овощ, известный под местным названием «цицмат», и их беглецами. *L. perfoliatum*, *L. virginicum, L. ruderale* — хорошо известные элементы сорно-рудеральной растительности. *L. pinnatifidum,* будучи представителем аридных и семиаридных районов, в XX в. начал осваивать сорно-рудеральные стации, в частности на территории далеких для него Северо-Запада и Центра Европейской России.

В какой-то степени двойной статус имеют *L. latifolium, L. campestre.* Они могут встречаться и как естественные элементы равнинных пойменных территорий Кавказа, и как сорно-рудеральные растения на антропогенных ландшафтах. *L. crassifolium, L. lyratum, L. persicum, L. pumilum* и *L. vesicarium* являются элементами естественных ксерофильных, часто галофильных, сообществ. Основная часть ареала последних 5 представителей находится в Юго-Западной Азии.

Практически все упомянутые виды являются факультативными галофитами, хотя в ряде случаев они могут осваивать нарушенные территории, чей почвенный слой может и не содержать даже незначительного избытка водорастворимых солей.

Распространение видов приводится в соответствии с районированием, предложенным для «Конспекта флоры Кавказа» (Меницкий, 1991).

Клоповник — *Lepidium* L.
1753, Sp. Pl. : 643

Lectotypus (Britton et Brown, 1913 : 164): *L. latifolium* L.

КЛЮЧ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ *LEPIDIUM*

1. Стеблевые листья с ушками 2
\+ Стеблевые листья без ушек 4
2. Стеблевые листья голые 3
\+ Стеблевые листья опушенные, сидячие, продолговатые, по краю извилисто-зубчатые, при основании стреловидные, прикорневые листья на черешках. Лепестки белые, около 2.5 мм дл., с хоро-

шо выраженным отгибом. Стручочки овальные, кверху широко крылатые, на верхушке с выемкой и столбиком, превышающим выемку, на отклоненных и слегка изогнутых ножках. Все растение серовато-пушистое . . . . *L. campestre* (L.) Ait. — **К. полевой**

3. Однолетники. Нижние листья дважды, трижды перисторассеченные или перистораздельные, с линейными дольками, обычно покрыты редкими оттопыренными, простыми волосками; стеблевые листья цельнокрайные, округло-яйцевидные, глубоко-стеблеобъемлющие, голые. Лепестки желтоватые, около 1 мм дл., превышающие чашелистики, линейные, со слабо выраженным отгибом. Стручочки округло-овальные, на верхушке с очень мелкой выемкой, голые, 3.5—5 мм дл., на косо вверх расположенных плодоножках до 5 мм дл. . . . . *L. perfoliatum* L. — **К. пронзеннолистный**

\+ Многолетники. Почти голое растение, лишь в соцветии и иногда при основании более или менее опушенное. Листья слегка мясистые, сизоватые; нижние листья на длинных черешках, овальные, яйцевидно-ланцетные, иногда продолговатые и крупнозубчатые; стеблевые листья ланцетные, сидячие, со стреловидным или сердцевидным основанием. Лепестки белые, 1.5—2 мм дл., немного длиннее чашелистиков. Стручочки яйцевидные, в вершине заостренные, 2.5— 4 мм дл., сетчато-морщинистые, с очень коротким столбиком . . . . *L. crassifolium* Waldst. et Kit. — **К. толстолистный**

4. Однолетники 5

\+ Многолетники 10

5. Растения с нормальными невздутыми узлами 6

\+ Растения с сильно вздутыми узлами. Нижние стеблевые листья дважды перистораздельные, с линейными дольками; верхние — сидячие, перистораздельные. Лепестки до 3 мм дл., белые. Стручочки ромбически-овальные, 2—4 мм дл. и 1.5—2.5 мм шир., с очень узким крылом и мелкой выемкой в районе столбика. Столбик выдающийся . . . . *L. vesicarium* L. — **К. пузырчатый**

6. Плоды — 5—6 мм дл. стручочки, широкоовальные, в верхней части по краю крылатые, на верхушке со столбиком, почти равным глубине выемки. Растение голое с сизым налетом. Нижние листья однажды или дважды перистораздельные, средние листья 3-раздельные, верхние цельные, линейные. Плодоножки прижаты к оси соцветия; лепестки около 3 мм дл., белые или розоватые . . . . * *L. sativum* L. — **К. посевной, кресс-салат**, или **цицмат**

\+ Плоды до 3 мм дл. 7

7. Стеблевые листья линейные, цельнокрайные или перистораздельные на немногочисленные доли. Стручочки в относительно рыхлых кистях, 2—2.5 мм дл., округло-овальные, на верхушке с небольшой выемкой и едва заметным столбиком. Стебель практически от основания растопыренно- ветвистый, покрыт простыми короткими волосками. Нижние листья одиножды или дважды перистораздельные, верхние цельные, цельнокрайные, линейные, сидячие или раздельные, с 2—4 долями. Ось кисти и цветоножки равномерно опушены очень короткими волосками. Растение с сильным неприятным запахом . . . . *L. ruderale* L. — **К. сорный**

\+ Стеблевые листья линейно-ланцетные цельные, цельнокрайные или, чаще, зубчатые. Нижние листья продолговатолопатчатые, пильчатонадрезанные, иногда рассеченные. Стебель обычно неветвящийся и прямостоячий от основания и лишь на верхушке разветвленный 8

8. Цветки без лепестков. Плоды голые или опушенные 9

\+ Цветки с заметными белыми лепестками, которые до 1.5 раз длиннее чашелистиков. Плоды голые. Растение покрыто очень мелкими непапиллоидными, часто прижатыми простыми волосками. Листья голые, опушенные редкими мелкими простыми прижатыми волосками по краям и по центральной жилке . . . . *L. virginicum* L. — **К. вирджинский**

9. Растение (в том числе и листья) густо покрыто очень мелкими простыми папиллоидными волосками. Стручочки в густых кистях . . . . *L. densiflorum* Schrad. (*L. apetalum* auct.) — **К. густоцветковый**. V—VII. 10—40. О., двулетник, терофит. Откосы автомобильных и железных дорог, песчаные берега рек, лесопосадки степной зоны. Для Кавказа не известен, в ключе представлен на случай его нахождения на территории. Ближайшая европейская точка этого вида находится в Ростове-на-Дону.

\+ Ось кисти и стебли голые, редко слегка опушены короткими волосками. Цветоножки и плоды равномерно опушены хорошо выраженными простыми, слегка изогнутыми волосками, слегка длиннее или равными ширине цветоножки . . . . *L. pinnatifidum* Ledeb. (*L. incisum* auct.) — **К. надрезанный**

10. Стручочки округло овальные. Стеблевые листья широколанцетные. Растение обычно голое. Нижние листья яйцевидные или ланцетные, на черешках, пильчато-зубчатые, верхние ланцетные, сидячие, неясно зубчатые или цельнокрайные. Лепестки белые, 1.5—2.5 мм дл. Стручочки округло-овальные, морщинистые, более менее опушенные в молодом состоянии и голые в зрелом, на верхушке обычно без выемки, с едва заметным столбиком . . . . *L. latifolium* L. — **К. широколистный**

\+ Стручочки яйцевидные 11

11. Стеблевые листья линейные. Травянистые растения. Прикорневые листья узколинейные или цилиндрические, стеблевые несколько шире, до узколанцетных. Чашелистики голые. Верхняя часть стебля и цветоножки со стороны обращенной к вершине соцветия покрыты короткими папилоидными волосками . . . . *L. pumilum* Boiss. et Bal. — **К. низкий**

\+ Нижние и средние стеблевые листья черешчатые цельнокрайные, городчато-зубчатые или перисто-раздельные (лировидные) на заметных черешках, верхние, реже, средние — линейные. Стручочки яйцевидные 12

12. Прикорневые листья черешчатые, лопатчатые с городчатым краем и широкой скругленной верхушкой, стеблевые от нижних черешчатых ланцетных до верхних линейных. Чашелистики покрыты редкими спутанными волосками. Верхняя часть стебля голая, цветоножки со стороны обращенной к оси соцветия покрыты спутанными волосками. Плодоножки по длине почти равны плодам, прижаты к оси соцветия . . . . *L. persicum* Boiss. (*L. lacerum* auct.) — **К. персидский**

\+ Прикорневые листья черешчатые, перистораздельные с крупной городчатозубчатой конечной долей и несколькими боковыми, стеблевые листья от черешчатых крупнозубчатых или перисто-рассеченных до верхних линейных. Чашелистики голые или с небольшим числом относительно длинных волосков. Верхняя часть стебля голая, цветоножки голые. Плодоножки равны или слегка длиннее плодов, косо вверх отклоненные . . . . *L. lyratum* L. — **К. лировидный**

Subgenus 1. Lepidium subgen. nov.

Siliculae minutae, ad 3.5 mm lg, anguste alatae.

Стручочки мелкие, до 3.5 мм дл., узкокрылые.

Sect. 1. *Lepidium* — Sect. *Lepidiastrum* Desv. 1821, in DC. Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 547. — Subsect. *Lepidiastrum* (Desv.) Thell. 1906, Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 41, 1 : 59.

Данная секция представлена в сильно усеченном, против «Flora Iranica» (Hedge, 1968), виде, поскольку в последней работе она явилась местом сбора, на мой взгляд, довольно разнородных групп, например однолетники и многолетники, которые имеют существенные различия не только по жизненным формам. Среди отличительных признаков при усечении секции может служить как строение листьев, так и строение плодов. В эту секцию попадают такие многолетники, как *L. latifolium, L. lyratum, L. crassifolium, L. cordatum, L. pumilum.*

1. *L. latifolium* L. 1753, Sp. Pl. : 644; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 2 : 206; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 515; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 119; Котов, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 60. — *Lepia latifolia* (L.) Desv. 1814, Journ. Bot. Appl. (Paris) 3 : 166. — *L. latifolium* subsp. *eu-latifolium* Thell. 1906, Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 41, 1 : 159, 160. — К. широколистный.

Описан из Атл. Европы: «in Galliae, Angliae umbrosis, succulentis». Lectotypus (Jafri in Nasir et Ali, 1973, Fl. W. Pakistan, 5 : 60): Herb. LINN 824/11a.

ЗП; ВП; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Кум., Малк.; ВК: Ассо-Арг., Ман.-Самур., Кубин.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЗЗ: Инг.-Рион., Адж.; ЦЗ: Карт.-Ю.Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Месх., Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан.; Т. — Указывается для ЗК: Адаг.-Пшиш. (Гроссгейм, 1950 : 119); ВК: В. Сулак. (Галушко, 1980 : 29); СЗЗ: Пшад.-Джубг. (Галушко, 1980 : 29); ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 29), Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1950 : 119); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Лачашвили, 1979 : 194), Лори (Аветисян, 1966 : 281); ВЗ: Алаз.-Агрич. (Гроссгейм, 1950 : 119), Шир. (Карягин, 1953 : 154); ЮЗЗ: Джав.-В. Ахур. (Лачашвили, 1979 : 194); ЮЗ: Ю. Караб. (Гроссгейм, 1950 : 119).

Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран, Ирак, Афганистан, Пакистан), Средн., Центр., Вост. Азия; Сев. Африка; Сев. и Центр. Америка (заносное); Юго-Вост. Австралия (заносное).

V—IX. 25—110. Многолетник, терофит. Пойменные луга, берега рек., прирусловые кустарниковые заросли, железнодорожные откосы, сорное в огородах. Молодые побеги могут использоваться как превосходное овощное растение с острым вкусом. На Алтае его называли «солонешный хрен».

2. *L. crassifolium* Waldst. et Kit. 1799, Pl. Rar. Hung. 1 : 4, tab. 4; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 2 : 208; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 514; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 119; Котов, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 59. — *L. cartilagineum* (J. Mayer) Thell. subsp. *crassifolium* (Waldst. et Kit.) Thell. 1906, Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 41, 1 : 153, 154. — *L. borysthenicum* Kleop. 1939, Журн. Інст. бот. АН УРСР, 21—22 (29—30) : 251. — К. толстолистный.

Описан из Венгрии: «in locis salsis siceis sterilissimis Comitatus Albensis...». Syntypus: «Pl. rar. Hung. Kit.» (MW!).

ВП: Тер.-Кум., Тер.-Сулак.; ВК: Ассо-Арг., В. Сулак., Ман.-Самур.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Мург.-Муровд., Н. Кур., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Сев. — Указан для ВП: В. Ставр. (Галушко, 1980 : 29), Тер.-Сулак. (Гроссгейм, 1950 : 119); ВК: Кубин. (Гроссгейм, 1950 : 119); ЮЗ: Нах. (Гроссгейм, 1950 : 119).

Центр., Вост.(юг) Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран, Афганистан, Пакистан), Средн., Центр. Азия.

VI—VII. 10—40. Многолетник, галофит, кальцефит. Степи, переувлажненные солонцовые места, солончаки и залежи.

От близкого *L. cartilagineum* отличается стеблевыми листьями с ушками.

3. *L. lyratum* L. 1753, Sp. Pl. : 644; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 517; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 119; Котов, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 61. — *L. lyratum* subsp. *eu-lyratum* Thell. 1906, Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 41, 1 : 166, 167. — К. лировидный.

Описан с Востока: «in Oriente». Lectotypus (Hedge in Cafferty, Jarvis, 2002): Icon «*Lepidium orientale, nasturtii crispi folio*» in Tournefort, 1717, Rel. Voy. Levant 2 : p. 339.

ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; ВЗ: Караб.; ЮЗ: Ерев., Нах., Ю. Караб. — Указан для ЮЗ: Дар. (Аветисян, 1966 : 281), Мегр.-Зан. (Гроссгейм, 1950 : 119).

Вост. (Крым) Европа; Юго-Зап. (Турция) Азия.

Скалы, осыпи, сухие холмы.

4. *L. persicum* Boiss. 1842, Ann. Sci. Nat. Bot. ser. 2, 17 : 196. — *L. lacerum* auct. non C. A. Mey. 1830, in Ledeb. Ic. Pl. Fl. Ross. 2, 2 : tab. 162. — К. персидский.

Описан из Ирана: «N 321 et 4141, montes ad Ispahan». Lectotypus (Dorofeyev, h.l.): «Aucher-Eloy-Herbier d'Orient N 4141, Ispahan» (LE!). Isolectotypi (LE!, G). Syntypus: «N 321» (G).

ЮЗ: Нах.

Юго-Зап. (Ирак (Persia, prov. Irak, in saxosis summi jugi Gargischkuh, 14 Aug. 1902, Th. Alexeenko, LE!), Иран, Пакистан (запад), Афганистан), Средн. (Туркменистан) Азия.

В «Определителе растений Средней Азии» (Виноградова, 1974) вид не указывается, хотя материалы из Копетдага имеются в LE! В последнее время *L. persicum* настойчиво сводится в синонимы к *L. lacerum*, между тем *L. persicum* имеет ряд существенных отличий от *L. lacerum* по строению листьев (они узкие и цельные), по экологии (он более ариден). Напомню, что *L. lacerum* описан с Алтая (Lectotypus (German, 2005 : 248) : «1023. Altai. Legi in desertis occidentalioribus trans fluvium Irtysch locis siccis argilloso-salsis d. 3 August 1826 (Hb Meyer)» (LE!)).

5. *L. pumilum* Boiss. et Bal. 1859, in Boiss. Diagn. Pl. Orient. ser. 2, 6 : 21; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 514; Котов, 1979, Фл. Европ. части СССР, 4 : 60. — К. низкий.

Описан из Турции. Lectotypus (Hedge (1968) in Dorofeyev, h. l.): «in salsis ad margines paludum ad occidentem Caesareae, Balansa» (G).

ЗП: Аз.-Куб. (Ростовская обл., Сальский р-н.).

Общее распространение: Вост. Европа (Южн. Украина, Крым); Юго-Зап. Азия (Турция, Иран).

V. 7—15. Многолетник, галофит. Приморские или материковые солончаки. В России данный вид заслуживает охранного статуса, поскольку представлен в одной точке, а, кроме того, в этой точке, по всей видимости, он имеет реликтовый характер.

Sect. 2. *Dileptium* (Rafin.) DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 538. — *Dileptium* Rafin. 1817, Fl. Ludovic. : 85. — Sect. *Nasturtioides* (Medic.) Thell. subsect. *Dileptium* (Rafin.) Thell. 1906, Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 41, 1 : 59. — *Nasturtioides* Medic. 1792, Pfl. Gatt. : 81 p.p.

Lectotypus (Dorofeyev, h.l.): *L. ruderale L.*

В данной секции морфологически и географически хорошо различаются 4 группы видов: 1) *L. ruderale*; 2) *L. pinnatifidum, L. apetalum, L. densiflorum, L. virginicum* и др.; 3) *L. perfoliatum*; 4) *L. vesicarium*. Каждая из этих групп заслуживает подсекционного ранга.

C. S. Rafinesque (1817) выделяет из *Lepidium* новый род *Dileptium*, в состав которого относит уже изестный *L. virginicum* L., и описывает два новых вида, позже выделенных De Candolle (1821) в род *Lepidium*: *L. diffusum* (Rafin.) DC., *L. praecox* (Rafin.) DC.

Subsect. 1. Vesicarium V. I. Dorof. subsect. nov. — Folia caulina pinnatipartita, nodi physoidei.

Typus: *L. vesicarium* L.

Стеблевые листья перистораздельные, узлы пузыревидные. В подсекцию входят аридные однолетники.

Тип: *L. vesicarium* L.

6. *L. vesicarium* L. 1753, Sp. Pl. : 643; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 2 : 206; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 513; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4. : 118. — К. пузырчатый.

Описан из Юго-Зап. Азии: «in Persia, Syria». Lectotypus (López González in Cafferty, Jarvis, 2002 : 535): Icon «Lepidium Orientale, Nasturtii folio, caule vesicario» in Buxbaum, 1728, Pl. Min. Cogn. Cent. 1 : t. 26.

ЗЗ (?): Инг.-Рион.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Мург.-Муровд., Н. Кур., Иорск.-Шек., Ширв., Караб.; ЮЗ: Ерев., Дар., Нах., Занг., Мегр.-Зан., Ю. Караб. — Указан для ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1950 : 118); ЮЗЗ: Араг. (Аветисян, 1966 : 277); Т. (Гроссгейм, 1950 : 118).

Юго-вост. Европа (г. Волгоград, заносное); Юго-Зап. (Турция, Иран) Азия.

IV—V. 20—40. Однолетник, терофит, умеренный галофит. В полупустынях, на сухих каменистых и нарушенных территориях.

Subsect. 2. Heterofoliosum V. I. Dorof. subsect. nov. — Herbae semiaridae annuae, floris flavi.

Typus: *L. perfoliatum* L.

Желтоцветковые семиаридные полуэфемерные однолетники.

Тип: *L. perfoliatum* L.

7. *L. perfoliatum* L. 1753, Sp. Pl. : 643; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 2 : 206; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 512; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4. : 118; Котов, 1979, Фл. Европ. части СССР, 4 : 59. — К. пронзеннолистный.

Описан из Юго-Зап. Азии: «in Persia, Syria». Lectotypus (Jonsell, Jarvis, 2002 : 70) : «Herb. Clifford: 331, *Lepidium* 3» (BM).

ЗП; ВП; ЗК: Уруп.-Теб.; ЦК: В. Тер., В. Кум.; ВК: В. Сулак., Ман.-Самур.; СЗЗ: Анап.-Гел.; ЦЗ: Карт.-Ю. Ос.; ВЗ: Алаз.-Агрич., Ширв., Н. Кур.; ЮЗЗ: Месх., Джав.-В. Ахур.; ЮЗ: Ерев., Сев., Нах., Ю. Караб.; Т. — Указан для ЗК: Бело-Лаб. (Гроссгейм, 1950 : 118); ЦК: Малк. (Гроссгейм, 1950 : 118); ВК: Кубин. (Гроссгейм, 1950 : 118); СЗЗ: Рион.-Квир. (Гроссгейм, 1950 : 118); ЗЗ: Туап.-Адл. (Галушко, 1980 : 28), Абх. (Лачашвили, 1979 : 192); ЦЗ: Триал.-Н. Карт. (Гроссгейм, 1950 : 118); ВЗ: Иорск.-Шек. (Гроссгейм, 1950 : 118), Мург.-Муровд. (Карягин, 1953 : 152), Караб. (Гроссгейм, 1950 : 118); ЮЗЗ: Араг. (Аветисян, 1966 : 277); ЮЗ (Аветисян, 1966 : 277): Дар., Занг., Мегр.-Зан.

Центр., Вост. Европа; Сев., Юго-Зап. (Турция, Иран, Ирак, Афганистан, Пакистан), Средн., Центр., Вост. (заносное) Азия; Сев. Америка (заносное); Южн. Австралия (заносное, сорное).

IV—VI. 10—46. Однолетник, редко двулетник, умеренный галофит. Степи и солончаковые места, лесополосы, паровые поля, выгоны, откосы автомобильных и железных дорог.

Thellung (1906) отмечал своеобразие этого вида в системе рода. Он указывал, что клоповник пронзеннолистный занимает промежуточное положение среди 3 подсекций (*Monoploca* (Bunge) Thell., Dileptium и Lepidiastrum). Отчасти признавая это, в данной статье пришлось отнести данный вид пока в самостоятельную подсекцию.

Subsect. 3. Foetidum V. I. Dorof. subsect. nov. — Subsect. *Dileptium* (Rafin.) Thell. 1906, Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 41, 1 : 59 p.p. — Herbae annuae. Folia radicalia vel basalia pinnatipartita vel pinnatisecta. Perianthium et androeceum valde reductis.

Typus: *L. ruderale* L.

Безлепестные однолетники с перисторaздельными или перисторассеченными прикорневыми или нижними стеблевыми листьями. Околоцветник и андроцей сильно редуцированы.

Тип: *L. ruderale* L.

8. *L. ruderale* L. 1753, Sp. Pl. : 645; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 204; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 511; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4. : 117; Котов, 1979, Фл. Европ. части СССР, 4 : 59. — К. мусорный.

Описан из Европы: «in Europae ruderatis et ad vias». Lectotypus (Jonsell, Jarvis, 2002 : 70): Herb. LINN 824/17.

По всей видимости, встречается во всех районах Кавказа, хотя, например, в Абхазии он до сих пор не был отмечен.

Широко распространен в умеренных широтах Евразин. Заносный в Сев. Америке, Австралии и Африке.

V—VIII (X). 15—30. Однолетник, терофит, умеренный галофит. Края дорог, пустыри, сорные места, естественно — по солонцеватым местам юго-востока Европейской России.

Subsect. 4. Densiflorum V. I. Dorof. subsect. nov. — Subsect. *Dileptium* (Rafin.) Thell. 1906, Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. 41, 1 : 59 p.p. — Herbae annuae. Folia caulina integra dentate. Inflorescentiae plus minusve densae.

Typus: *L. virginicum* L.

Однолетники с цельными зубчатыми стеблевыми листьями. Соцветия более или менее густые. В данной подсекции находятся преимущественно североамериканские по происхождению виды, в их числе заносные в евразийских флорах *L. densiflorum* и *L. virginicum*. Из старосветских представителей этой группе принадлежат *L. apetalum* и *L. pinnatifidum*.

Тип: *L. virginicum* L.

9. *L. pinnatifidum* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 206; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 512; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 118; Котов, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 59. — *L. micranthum* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 205, p.p. — *L. fastigiatum* Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 205. — *L. incisum* auct. non Roth: Bieb. 1808, Fl. Taur.-Cauc. 2 : 98. — К. перистонадрезанный.

Описан из северного Прикаспия: «in regione astrachanensi! (Blume)». Lectotypus (Dorofeyev, h.l.) : «Inter plantas astrachanensi.., Blume D.19» (LE!). Представленная во «Flora Iranica» (Hedge, 1968) ссылка на тип имеет непосредственное отношение только к протологу, настоящая этикетка автором не цитируется.

ВП: Тер.-Сулак. — А.А. Гроссгейм (1950 : 118) указывает для ЦК: В.Кум.; ВЗ: Ширв.

Вост. (сев.-зап., центр. (г. Ижевск), юг (Мелитополь (Тавр. губ.) 1878—1887, С. Коржинский (LE!)) и юго-вост.) Европа; Юго-Зап. (Афганистан), Средн., Центр. Азия; Сев. Америка (заносное, сорное).

V—VIII (X). 15—30. Однолетник, терофит, умеренный галофит. Края дорог, пустыри, сорные места, естественно — по солонцеватым местам, солончакам, берегам соленых озер и морей. Следует отметить, что этот однолетник за последние 25 лет неоднократно был отмечен в качестве сорного растения для Северо-Запада Европейской России (Цвелёв, 1998, 2000) (Ленинград, Охта, пр. Металлистов, пустырь у парка им. 50-летия Октября, 11 VII 1972, П. Добряков; там же, 23 VIII 1997, Н. Н. Цвелёв; Санкт-Петербург, южные окрестности ж.-д. станции Ржевка, на разрытом грунте, 22 VI 2007, Г. Ю. Конечная, Л. И. Крупкина (публикуется впервые) (LE!)) и для Волжско-Камского р-на (Удмуртия: г. Ижевск) (Баранова и др., 1992). В одной из своих работ Н. Н. Цвелёв (1998) совершенно справедливо отмечает, что данный вид может быть более широко представлен на территории Восточной Европы. Как отмечает Л. И. Крупкина, живые растения обладают резким характерным запахом.

M. Bieberschtein (1808) в своей работе приводит для Кавказа *L. incisum* по материалам из Вост. Предкавказья: «Occurrit in ruderatis et ad vias, circa oppidum Kisljar». В его гербарной коллекции (LE!) имеется сбор: «Kislar», который, по всей видимости, позже стал известен Ледебуру, поскольку был использован им (Ledebour, 1842) для описания *L. micranthum* Ledeb. Ко времени написания «Flora Rossica» Ледебур (1842) уже выяснил, что данный образец далек от *L. incisum* Roth. Материалы, использованные A.W. Roth (1802) для описания *L. incisum*, анонимны, но в протологе автор ссылается на наличие в цветке не только чашелистиков, но и лепестков, что ие согласуется с морфологическим строением Ледебуровского вида.

10. *L. virginicum* L. 1753, Sp. Pl. : 645; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 512; Котов, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 59. — *Dileptium virginicum* (L.) Rafin. 1817, Fl. Ludovic. : 85. — *L. texanum* auct. non Buckl.: Гроссгейм, 1949, Опр. раст. Кавказа: 372; Лачашвили, 1979, Фл. Грузии, 2-е изд. 5 : 191; Колаковский, 1982, Фл. Абхазии, 2-е изд. 2 : 161. — К. вирджинский.

Описан из Сев. и Центр. Америки: «in Virginia, Jamaicae glareosis». Lectotypus (Дорофеев, 2003 : 97): Herb. LINN 824/18.

ВК: В.Сулак.; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж. — Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Лачашвили, 1979 : 191).

Европа (заносное); Вост., Юго-Вост. и Южн. Азия; Сев., Центр. Америка; Юго-Вост. Австралия (заносное).

V—VIII. 30—50. Однолетник, терофит. Дороги, иаселенные пункты.

Большое количество «Флор» (Гроссгейм, 1949, 1950; Лачашвили, 1979; Колаковский, 1982), охватывающих Кавказ, ошибочно приводят для него *L. texanum* (Дорофеев, 1994).

В некоторых «Флорах» (Буш, 1939; Гроссгейм, 1950; Лачашвили, 1979) для Кавказа ошибочно приводится *L. graminifolium* L. по материалам П. Панютина («Гагры, около шоссе на камнях, 5 VII 1930, N 2021»), которые относятся к *L. virginicum*, но с более мелкими зубцами на листьях. *L. virginicum* пока представлен во флорах Европы и Азии относительно нешироко. Однако в районах расположения крупных морских портов вид становиться довольно обычным растением. Так, в г. Сухум он стал достаточно заметным сорно-рудеральным однолетним растением, имеющем продолжительный вегетационный период.

Subgenus 2. Phaenopterum V. I. Dorof. subgen. nov. — Siliculae magnae, 4—7 mm lg, late alatae.

Typus: *L. campestre* (L.) Ait.

Стручочки крупные, 4—7 мм дл., ширококрылые.

Тип: *L. campestre* (L.) Ait.

Очень обособленная группа, по всей видимости заслуживающая более высокого таксономического ранга, который в свое время отчасти был предложен A. N. Desvaux (1814). Морфологическое своеобразие этой группы заключается, прежде всего, в строении довольно крупных плодов, обладающих в верхней своей части крупными скругленными крыловидными выростами. Кроме *L. campestre*, в этом подроде из секции *Lepia* имеется *L. hirtum* (L.) Sm. — представитель северного и восточного Средиземья, кроме того, *L. glastifolium* Desf. (Сев. Африка), *L. rigidum* Pomel (Сев. Африка) и представители секции *Cardamon*.

Sect. 3. *Lepia* (Desv.) DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 534. — *Lepia* Desv. 1814, Journ. Bot. 3 : 166. — *Lasioptera* Andrz. 1821, in DC. Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 534.

Lectotypus (Dorofeyev, h.l.): *L. campestre* (L.) Ait.

Секция объединяет виды с цельными, охватывающими стебель стеблевыми листьями.

11. *L. campestre* (L.) Ait. 1812, Hort. Kew. ed. 2, 4 : 88; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 204; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 506; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 117; Котов, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 58. — *Thlaspi campestre* L. 1753, Sp. Pl. : 646. — *Lepia campestris* (L.) Desv. 1814, Journ. Bot. Appl. (Paris) 3 : 165. — К. полевой.

Описан из Европы: «in Europae arvis, viis argillosis». Lectotypus (Dorofeyev, h.l.) : Herb. LINN 825/8.

ЗП; ВП; ЗК: Адаг.-Пшиш., Бело-Лаб., Уруп.-Теб.; ЦК; ВК; СЗЗ; ЗЗ: Туап.-Адл., Абх., Рион.-Квир., Адж.; ЦЗ; ВЗ: Мург.-Муровд., Караб.; ЮЗЗ: Араг.; ЮЗ: Ерев., Ю. Караб. — Указан для ЗЗ: Инг.-Рион. (Лачашвили, 1979 : 188); ВЗ (Карягин, 1953 : 150): Алаз.-Агрич., Н. Кур.

Европа; Юго-Зап. (Турция), Вост. (Китай) Азия; Сев. Америка (заносное); Юго-Вост. Австралия (заносное).

V—VII. 15—45. Двулетник, терофит. Поля, дороги, откосы железнодорожной насыпи, залежи, сорное.

Sect. 4. *Cardamon* DC. 1821, Reg. Veg. Syst. Nat. 2 : 528, 533. — Sect. *Lepiocardamon* Thell. 1906, in Viert. Zürch. naturf. Gesell. 51 : 146. — *Thlaspidium* Spach, 1838, Hist. Nat. Veg. Phaner. 6 : 557. — *Cardamon* (DC.) Fourr. 1868, in Ann. Soc. Linn. Lyon, Nouv. sér. 16 : 338.

Lectotypus (Dorofeyev, h.l.): *L. sativum* L.

Секция объединяет виды с перистыми (от лопастных до раздельных), неохватывающими стебель стеблевыми листьями. Здесь представлены некоторые аридные эфемеры Средиземноморья, в том числе *L. spinosum* Ard. и *L. spinescens* DC. Отчасти благодаря своей эфемерности они обладают очень ранней склерофизацией стеблевых тканей. В результате на стадии начала плодоношения у растений формируются довольно прочные с сильным одревеснением стебли, ветви и оси соцветия. Оси стеблей и соцветий у них обычно заканчиваются прочным остроконечием.

12. *L. sativum* L. 1753, Sp. Pl. : 644; Ledeb. 1842, Fl. Ross. 1 : 203; Буш, 1939, Фл. СССР, 8 : 508; Гроссгейм, 1950, Фл. Кавк. 2-е изд. 4 : 117; Котов, 1979, Фл. европ. части СССР, 4 : 58. — *Lepia sativa* (L.) Desv. 1814, Journ. Bot. Appl. (Paris) 3 : 165. — К. посевной.

Описан по культивируемым образцам неизвестного происхождения. Lectotypus (Fawcett et Rendle, 1914, Fl. Yamaica, 3 : 243): Herb. LINN 824/11.

V—VII. 30—60. Однолетник, терофит, умеренный галофит. Культивируется повсеместно как ценное пряное овощное растение, иногда дичает. Родина — Сев. Африка.

Из ряда ярких особенностей этого вида следует упомянуть о его семядольных листьях, которые имеют уникальную для семейства трехлопастную структуру.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аветисян В. Е. Brassicaceae // Флора Армении. Ереван, 1966. Т. 5. С. 61—301.

Баранова О. Г., Ильминских Н. Г., Пузырев А. Н., Туганаев В. В. Конспект флоры Удмуртии. Ижевск, 1992. 140 с.

Буш Н. Ord. 2. *Cruciferae* // Н. Кузнецов, Н. Буш, А. Фомин. Flora Caucasica Critica. Юрьевъ, 1910. Часть 3. Вып. 4. С. 74—706.

Буш Н. А. Сем. LXX. Крестоцветные — *Cruciferae* B. Juss. // Флора СССР. М.; Л., 1939. Т. 8. С. 14—629.

Виноградова Р. М. Род 433 (87). *Lepidium* L. — Клоповник, кресс, перечник // Определитель растений Средней Азии. Критический конспект флоры. Т. 4. Ташкент, 1974. С. 190—199.

Галушко А. И. Флора Северного Кавказа. (Определитель). Т. 2. Ростов-на-Дону, 1980. С. 21—64.

Герман Д. А. Типовые образцы алтайских таксонов крестоцветных (*Cruciferae*), описанных К. А. Мейером, А. А. Бунге и К. Ф. Ледебуром в 1829—1841 гг., хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE) // Новости систематики высших растений. СПб., 2005. Т. 37. С. 233—267.

Гроссгейм А. А. Определитель растений Кавказа. М., 1949. 747 с.

Гроссгейм А. А. Флора Кавказа: в 7 т. 2-е изд. Т. 4. М.; Л., 1950. 333 с.

Дорофеев В. И. Новые данные о Крестоцветных Кавказа // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 5. С. 102—104.

Дорофеев В. И. Плоды крестоцветных: разнообразие, строение, классификация, происхождение // Turczaninowia. 2004. Т. 7. № 3. С. 76—87.

Дорофеев В. И. Сем. 65. *Cruciferae* B. Juss., nom. altern. (*Brassicaceae* Burnett.) — Крестоцветные // П. Ф. Маевский. Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. С. 256—283.

Дорофеев В. И. Система семейства *Cruciferae* B. Juss. (*Brassicaceae* Burnett) // Turczaninowia. 2004. Т. 7. № 3. С. 43—52.

Карягин И. И. Род 352. *Lepidium* L. — Клоповник // Фл. Азербайджана. Баку, 1953. Т. 4. С. 147—157.

Клеопов Ю. Д. Новини флори Присивашшя // Журн. Інст. ботаніки АН УРСР. 1939. № 21—22 (29—30). С. 243—252.

Колаковский А. А. Флора Абхазии. 2-е изд. (*Magnoliophyta*: *Compositae* — *Labiatae*). Тбилиси, 1982. Т. 2. 282 с.

Котов М. И. Сем. 66. *Brassicaceae* Brunett (*Cruciferae* Juss. nom. altern.) — Крестоцветиые // Фл. европ. части СССР. Л., 1979. Т. 4. С. 30—148.

Лачашвили И. Я. 51. *Lepidium* L. // Фл. Грузии. 2-е изд. Тбилиси, 1979. Т. 5. С. 186—195.

Меницкий Ю. Л. Проект «Конспект флоры Кавказа». Карта районов флоры // Бот. журн. 1991. Т. 76. № 11. С. 1513—1521.

Никифорова О. Д. 60. *Lepidium* L. — Клоповник // Флора Сибири. *Berberidaceae* — *Grossulariaceae* / Сост. Г. А. Пешкова, Л. И. Малышев, О. Д. Никифорова и др. В 14 т. Новосибирск, 1994. Т. 7. С. 138—144.

Цвелев Н. Н. О некоторых критнческих и заносных видах сосудистых растений Северо-Западной России // Новости систематики высших раст. СПб., 1998. Т. 31. С. 257—269.

Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западиой России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.

Al-Shehbaz I. A., Beilstein M. A., Kellogg E. A. Systematics and phylogeny of the *Brassicaceae* (*Cruciferae*): an overview // Plant Systematics and Evolution. 2006. Vol. 259. N 2—4. P. 89—120.

Bieberschtein F. M. Flora Taurico-Caucasica. Charkouiae, 1808. T. 2. 478 p.

Britton N. L., Brown A. An illustrated flora of the Northern Unated States, Canada and the British possessions. Ed. 2. New York, 1913. Vol. 2. 735 p.

Cafferty S., Jarvis C. E. Typification of Linnaean plant names in *Brassicaceae* (*Cruciferae*) // Taxon. 2002. Vol. 51. P. 529—537.

Carvalho e Vascovcellos J. 80. *Lepidium* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1964. Vol. 1. P. 330—333.

De Candolle A. P. Regni Vegetabilis Systema Naturale. Parisiis, 1821. Vol. 2. 745 p.

Hedge I. Tribus *Lepidieae* // K. H. Rechinger. Flora Iranica. Graz-Austria, 1968. N 57. P. 63—122.

Jonsell B., Jarvis C. E. Lectotypifieation of Linnean names for Flora Nordica (*Brassicaceae* — *Apiaceae*). // Nordic Journal of Botany. 2002. Vol. 22. N 1. P. 67—86.

Koch M., Al-Shehbaz I. A., Mummenhoff K. Molecular systematics, evolution and population biology in the mustard family (*Brassicaceae*) // Ann. Missouri Bot. Gard. 2003. Vol. 90. P. 151—171.

Koch M. Molecular phylogenetics, evolution and population biology in *Brassicaceae* // Sharma A. K., Sharma A (eds). Plant genome: biodiversity and evolution. Vol. 1a (phanerogams). Science Publishers, Enfield, NH, USA, 2003. P. 1—35.

Ledebour C. F. Flora Rossica. Stuttgartiae, 1842. Vol. 1. 790 p.

Rafinesque C. S. Florula Ludoviciana; or a Flora of the State of Luoisiana. New York, 1817. 178 p.

Roth A. W. Neue Beyträge zur Botanik. Erster Theil. Franfurth am Main, 1802. 356 S.

Thellung A. Die Gattung *Lepidium* (L.) R. Br. // Neue Denkschriften der allg. schweiz. Gesellschaft für die gesamten Naturwissenschaften. Zürich, 1906. Bd 41, Abh. 1. 340 S.

Warwick S. I., Francis A., Al-Shehbaz I. A. Brassicaceae: species checklist and database on CD-Rom // Pl. Syst. Evol. 2006. Vol. 259. P. 249—258.

Zhou Taiyan, Lu Lianli, Yang Guang, Ihsan A., Al-Schehbaz I. A. Brassicaceae (*Cruciferae*) // Flora of China. St. Louis, 2001. Vol. 8. P. 1—193.

SUMMARY

The genus *Lepidium* of the Caucasian flora includes 12 species (*L. ruderale*, *L. pinnatifidum*, *L. virginicum*, *L. perfoliatum*, *L. vesicarium*, *L. latifolium*, *L. crassifolium*, *L. lyratum*, *L. persicum*, *L. pumilun*, *L. campestre*, *L. sativum*). A new system of *Lepidium* is presented here. The genus includes 2 subgenera, 4 section, 4 subsections.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 581.9(571.15)

© Д. В. Золотов

НОВЫЕ ДЛЯ ФЛОРЫ АЛТАЙСКОГО КРАЯ ВИДЫ СЕМЕЙСТВА *ORCHIDACEAE*

D. V. ZOLOTOV. SPECIES OF *ORCHIDACEAE* NEW TO ALTAI TERRITORY

Институт водных и экологических проблем СО РАН
656038 Барнаул, ул. Молодежная, 1
Факс: (3852) 240396
E-mail: zolotov@iwep.asu.ru, dao-poetry@ya.ru
Поступила 27.11.2007

Приведены сведения о находке в Быстроистокском районе двух новых для Алтайского края видов и родов сем. *Orchidaceae* — *Spiranthes amoena*, *Neottia nidus-avis*.
Ключевые слова: флора, Алтайский край, *Orchidaceae*.

В ходе экспедиционных работ 2007 г. Лаборатории эколого-географического картографирования Института водных и экологических проблем СО РАН в Быстроистокском р-не Алтайского края были обнаружены два новых для флоры представителя сем. *Orchidaceae*.

Spiranthes amoena (Bieb.) Spreng. 1826, Syst. Veg. 3 : 708; Иванова, 1987, Фл. Сиб. 4 : 140. Собран: Алтайский край, Быстроистокский р-н, окр. с. Быстрый Исток, пойменные луга (15 VII 2007. А. Г. Вотинов). Определен: 12 XI 2007. Д. В. Золотов. Единственный оригинальный лист гербария отправлен в БИН РАН (LE). Е. В. Иванова во «Флоре Сибири» (1987 : 140) указывает *Spiranthes amoena* для пограничных с Алтайским краем регионов: Новосибирская и Кемеровская области, Республика Алтай. В более поздних флористических сводках по территории Алтайского края (Шауло, 2003; Силантьева, 2006) вид отсутствует.

Neottia nidus-avis (L.) Rich. 1817, Orchid. Eur. Annot. : 37; Иванова, 1987, Фл. Сиб. 4 : 142. Собран: Алтайский край, Быстроистокский р-н, окр. с. Акутиха, урочище Мысы, сосновый лес на гриве среди ивово-березовой согры (16 VII 2007. Д. В. Золотов, Д. В. Черных, А. Е. Ножинков). Определен: 12 XI 2007. Д. В. Золотов. Оригинальный гербарный лист хранится в Гербарии Алтайского госуниверситета (ALTB), единственный дубликат отправлен в БИН РАН (LE). Е. В. Иванова (1987 : 142) во «Флоре Сибири» приводит *Neottia nidus-avis* для пограничных с Алтайским краем регионов: Новосибирская и Кемеровская области, Республика Алтай. Д. Н. Шауло в «Определителе растений Алтайского края» (2003: 507) указывает на возможность нахождения вида на Салаирском кряже. В новейшем «Конспекте флоры Алтайского края» (Силантьева, 2006) вид отсутствует.

В настоящий момент *Spiranthes amoena* и *Neottia nidus-avis* известны из единственных местонахождений и являются представителями новых для флоры Алтай-

ского края родов семейства. В этой связи рекомендуется включение их в следующее издание Красной книги Алтайского края как редких на его территории видов с широкими ареалами.

Благодарности

Экспедиционные работы выполнены при поддержке грантов РГНФ 05-06-06528а и МСОП № KAA040 в рамках проекта «Стратегия сохранения растений Алтае-Саянского экорегиона».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иванова Е. В. Семейство *Orchidaceae* — Ятрышниковые, или Орхидные // Флора Сибири. Новосибирск, 1987. Т. 4. С. 125—145.

Силантьева М. М. Конспект флоры Алтайского края. Барнаул, 2006. 392 с.

Шауло Д. Н. Сем. 128. Ятрышниковые (Орхидные) — *Orchidaceae* // Определитель растеиий Алтайского края. Новосибирск, 2003. С. 499—508.

SUMMARY

Two species of *Orchidaceae* new to Altai Territory, namely *Spiranthes amoena* and *Neottia nidus-avis*, were found in Bystroistoksky district in 2007. The both species are now known from single localities and recommended to include in the Red Data Book of the Altai Territory.

ЮБИЛЕИ И ДАТЫ

УДК 92 (47+57) : 58

© К. Л. Виноградова, Р. Н. Белякова, Л. Н. Волошко

ЛУИЗА ПАВЛОВНА ПЕРЕСТЕНКО (К 70-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

K. L. VINOGRADOVA, R. N. BELJAKOVA, L. N. VOLOSHKO. LUISA PAVLOVNA PERESTENKO (ON THE 70-YEARS ANNIVERSARY)

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 17.06.2008

14 декабря 2007 г. исполнилось 70 лет ведущему научному сотруднику Лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН) РАН, доктору биологических наук Луизе Павловне Перестенко.

Л. П. родилась в г. Ворошиловграде (Луганске) в доброй хорошей семье. Ее отец, Павел Михайлович Перестенко, работал сначала преподавателем истории, а затем директором средней школы в Курской обл. Мать, Валентина Михайловна Перестенко (учительница младших классов), преподавала в одной школе вместе с мужем. Помимо Л. П. в семье росли старший брат Вячеслав и младшая сестра Елена. Дед, казак Михаил Изотов, воевал в I Мировую войиу и скончался в 28 лет от туберкулеза, полученного в окопах. Перед Великой Отечественной войной, в 1940 г., отца Л. П. призвали на военную службу. В детской памяти сохранился образ молодого отца, который подъезжает к дому на коне, подхватывает восхищенную дочку и сажает впереди себя. Начало войны семья встретила в Курской обл., откуда была эвакуирована в Воронежскую обл. — в г. Борисоглебск. Их постоянно бомбили. В памяти Л. П. остались мгновения, как она, маленькая беззащитная девочка, стоит посреди небольшой безлюдной площади, прижавшись к водопроводной колонке, в небе идет тяжелый воздушный бой, пулеметные очереди сбивают со стен домов штукатурку и выбивают пыль из камней брусчатки. Весь ужас этой ситуации Л. П. поняла значительно позднее. Она вспоминает, как зимой 1942 г., в эвакуации, в их доме ноявился забинтованный после ранения в сражении под Моеквой отец. Проезжая в санитарном поезде город, в котором жила семья, он сумел, воспользовавшись задержкой поезда, достать машину и приехать на полчаса, фактически только взглянуть на жену и детей.

После войны отец остался служить в армии, и семья сопровождала его в переездах по стране.

До 1954 г. Л. П. сменила 6 школ в городах Калининградской обл., Эстонии, Латвии и в Ленинграде. Особенно ей запомнилась школа в маленьком эстонском городке Тапа. Русскую школу возглавлял замечательный педагог, эстонец по национальности, Эвальд Янович, литературу читала преподаватель вуза из Москвы Ирина Михайловна Муравьева. В школе работали кружки, в том числе драматический, который активно посещала Л. П. Училась она хорошо, увлекалась литературой, ис-



Рис. 1. Л. П. Перестенко.

торией и физикой. В августе 1954 г. семья приехала в Ленинград. Окончив среднюю школу, в 1956 г. Л. П. поступила в Ленинградский государственный университет (ЛГУ). В Университете ей особенно запомнились лекции Ю. И. Полянского и Б. П. Токина. Детская любовь к морю определила выбор Л. П. — на кафедре низших растений она отдала предпочтение морским водорослям. Курсовую и преддипломную практики Л. П. проходила на Баренцевом море в Мурманском морском биологическом институте (ММБИ) в Дальних Зеленцах. В 1961 г. она защитила дипломную работу. Научным руководителем была старший научный сотрудник БИН Анна Дмитриевна Зинова.

На первом курсе Л. П. серьезно увлеклась драматическим искусством. Университетским театральным кружком руководила молодая актриса Алиса Фрейндлих, которая оценила ее способности и посоветовала бросить университет и поступать в Театральный институт. По окончании университета Л. П. занималась в драматическом кружке ДК им. Ф. Э. Дзержинского вместе с широко известной сейчас актрисой Татьяной Васильевой. Однако стать профессиональной актрисой Л. П. не захотела.

После окончания университета Л. П. предложили аспирантуру на Кафедре низших растений, но она отказалась поступать, поскольку хотела работать в ММБИ. Заявка на молодого специалиста вовремя не поступила, и тогда благодаря хлопотам А. Д. Зиновой она была принята в Ботанический институт. А. Д. Зинова была ведущим специалистом страны по водорослям-макрофитам. Знающий, преданный делу, доброжелательный и глубоко порядочный человек, она притягивала к себе людей — коллег, студентов и аспирантов, хотя преподавательской работой в вузе не занималась. Для всех них и для Л. П. она была Учителем с большой буквы.

Свою научную деятельность Л. П. начала с выполнения рисунков к монографии А. Д. Зиновой «Водоросли южных морей СССР». Это был период вхождения в специальность, овладения профессиональными навыками и культурой исследования.

А. Д. Зинова предоставила возможность своим ученикам — лаборантам Ю. Е. Петрову, К. Л. Виноградовой и Л. П. Перестенко с первых дней пребывания их в БИН вести научно-исследовательскую работу. Л. П. стала изучать красные водоросли дальневосточных морей СССР. Однако, работая в экспедициях, Л. П. собирала и изучала материал и по другим группам макрофитов — зеленым и бурым водорослям.

В 1961, 1962 гг. в экспедициях ММБИ и Всесоюзного научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО) в Баренцевом море она изучала видовой состав макрофитов Мурманского побережья до границы с Норвегией. В дальнейшем она работает в дальневосточных морях в экспедициях Зоологического института (ЗИН) АН СССР и Института биологии моря (ИБМ) ДВО АН СССР. В 1964 и 1965 гг. Л. П. собирает материал на материковом шельфе Японского моря, в 1967 г. — на Курильских (Итуруп, Уруп, Симушир и Парамушир) и в 1972 г. — на Командорских островах. В 1972 г. она зашитила диссертацию на со-



Рис. 2. Охотское море,
Гижигинская губа, август 1973 г.

искание ученой степени кандидата биологических наук «Эколого-географический обзор флоры водорослей залива Посьета (Японское море)».

После защиты диссертации Л. П. продолжает исследования в заливе Шелихова (1973), на западном и юго-западном побережьях Охотского моря (1978), охотоморском побережье Сахалина (1974), на тихоокеанском побережье Камчатки и Берингова моря (1975) и в заливах Посьета и Петра Великого в Японском море (1981—1983, 1989).

В 1988 г. по этим материалам Л. П. Перестенко защитила докторскую диссертацию «Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана».

В 1988—1989 гг. Л. П. приняла участие в международной экспедиции на исследовательском судне «Академик Несмеянов» на Сейшельские острова в Индийском океане, где работала вместе с американскими и вьетнамскими коллегами.

Л. П. Перестенко работает в области систематики, филогении, биогеографии и фитоценологии морских бентосных водорослей.



Рис. 3. В Лаборатории альгологии, 1978 г.

Предметом многолетней научной деятельности Л. П. стали такие фундаментальные и давно существующие разделы естествознания, как системное изучение различных групп организмов, флор и растительности в современном их состоянии и историческом аспекте. Главной задачей было на основе бентосных водорослей дальневосточных морей России составить представление о северотихоокеанской флоре в развитии и постараться представить направленность этого процесса и его скорость.

Для понимания флористических закономерностей в круг исследуемых проблем ею были включены проблемы онтогенеза, жизненных циклов, размножения и эволюции красных (*Rhodophyta*) и бурых (*Phaeophyta*) водорослей.

В процессе изучения свойств этих групп организмов на разных стадиях онтогенеза по изменениям в способе роста Л. П. были выделены узловые моменты в морфогенезе многоклеточных бентосных водорослей.

Периодизация онтогенеза, т. е. определение переломных моментов в развитии особи, позволили Л. П. сопоставить онтогенезы изучаемых организмов и в сравнении понять эволюцию жизненных циклов и эволюцию *Rhodophyta* и *Phaeophyta* в целом.

В середине прошлого века сформировалось определенное представление о жизненных циклах у *Rhodophyta*, которое ныне общепринято и заключается в следую-

щем. Исходным гипотетическим циклом, ныне не существующим, был назван тригенетический изоморфный гаплодиплофазный. Три формы развития в цикле независимы друг от друга и морфологически одииаковы: гаплоидный гаметофит и диплоидные карпоспорофит и спорофит. Из этого цикла произошли все остальные в результате редукции карпоспорофита (у всех *Rhodophyta*) или спорофита в паразитическом состоянии на гаметофите, или неотенического развития спорофита, или включения гаметофита в онтогенез спорофита.

Явления, наблюдаемые в природе, и даиные по исследованиям в культуре позволили Л. П. иначе объяснить жизненные циклы *Rhodophyta.*

Сопоставление индивидуального развития у водорослей по периодам развития привело Л. П. к выводу о том, что эволюция онтогенеза у многоклеточных водорослей и в конечном счете жизненных циклов осуществляется преимущественно путем надставок, которые в ряде случаев сочетаются с архаллаксисом. Девиации происходят реже. Суть же надставок заключается в том, что кладомная организация с момента изменения способа роста надстраивается над неизмененной организацией протонемы. Неотения, как известно, в эволюции — явление вторичное. Из этого следует, что исходный изоморфный цикл включал формы развития примитивного строения, а не такие, какими их считали J. Feldmann (1952) и F. Magne (1970) — морфологически полными, имеющими протонему и кладом. С этих позиций *Rhodophyta* можно охарактеризовать как группу, которая прошла путь прогрессивной эволюции и включает первично примитивных представителей, т. е. в этом отношении ничем не отличается от других крупных естественных прогрессивно эволюционирующих групп организмов.

Известно, что у организмов с половым размножением в цитологическом цикле происходит смена ядерных фаз. То разнообразие морфологических циклов, которое существует в природе, «есть не что иное, считает Л. П., как реализация в жизнедеятельной (физиологически активной) эволюционирующей форме одной или двух фаз. Нереализованная фаза сохраняется в ряду обязательных клеточных преобразований. Развитие в циклах идет по общей программе, которая реализуется в двух индивидуумах, соединенных друг с другом клетками размножения. При выпадении стадий и даже целых периодов в онтогенезе спорофита и гаметофита развитие одного индивида без перерыва переходит в развитие другого. Эта программа целиком осуществляется в период одного онтогенеза. Спорофит и гаметофит соединяются, т. е. переходят на физиологический уровень целостности, минуя клетки размножения, посредством которых они индивидуализируются».

Именно с этих позиций оценивает Л. П. разнообразие жизненных циклов и природу адельфопаразитизма у красных водорослей.

Изучение жизненных циклов красных водорослей помогло Л. П. понять и сформулировать сущность этого явления как определенный этап в эволюции индивидуальности (онтогенеза) и как низший надорганизменный уровень целостности. Т. е. жизненный цикл, по мнению Л. П., — этап в эволюции онтогенеза.

Существовала ли в циклах *Rhodophyta* третья форма развития — карпоспорофит? В мировой литературе его существование не подвергается сомнению. Исследования Л. П. в этой области привели ее к выводу, что этой формы развития никогда и не было. По-видимому, развитие зиготы in situ с образованием гонимобласта и карпоспор у красных водорослей следует рассматривать как закономерные этапы, как особенность полового размножения первично неподвижными клетками, которое завершается мультипликацией зиготы. Иными словами, по мнению Л. П., половое размножение у *Rhodophyta* — это специализированная форма конъюгации.

Сравнительно анатомическое и морфологическое изучение онтогенеза и жизненных циклов у водорослей послужило для Л. П. основой ее исследований в области филогении *Rhodophyta* и *Phaeophyta*.

При установлении филогенетических связей ею учитывались особенности индивидуального развития, жизненных циклов, репродуктивной системы, принцип строения слоевища, тип прорастания спор. Филогенетические связи анализировались на уровне вида, рода, семейства и порядка: Были получены следующие результаты.

Так как *Rhodophyta* — группа родственных организмов, формообразование в ней находит отражение не только в легко фиксируемых дивергенциях, но и трудно выявляемых, широко распространенных, являющихся эволюционной нормой параллелизмах. В эволюции формы развитие может идти от различия (или сходства) в прорастании эмбриоспоры к сходству (или различию) в строении проталлия и от него к различию (или сходству) в строении кладоталлия. Явления параллелизма находят отражение в распределении видов по родам: виды, отнесенные по морфологическим признакам к одному и тому же роду, необязательно являются близкородственными и близкородственные виды могут быть отнесены к разным родам. То же наблюдается и при выявлении взаимосвязей родов из разных семейств. Вследствие этого филогения группы как исторический процесс не может быть представлена ни как древо, ни как «веер» или «гребенка», поскольку она имеет ретикулятно-дивергентный характер. Каждый крупный таксон, будь то семейство или порядок, характеризуется наличием корреляционной системы характерных признаков или отсутствием таковой. Как следствие этого любой таксон имеет «закрытые» или «открытые» границы и в процессе эволюции последние пополняют друг друга. Процессы дивергенции преобладают, что ведет в конечном результате к формированию естественных групп, какой является группа *Rhodophyta*.

Изучение индивидуального развития у бурых водорослей и применение онтогенетического принципа в филогении позволило Л. П. создать оригинальную филогенетическую систему *Phaeophyta*, существенно отличающуюся от общепризнанных систем того времени, основанных на изучении и сравнении жизненных циклов и структуры слоевища в постэмбриональном периоде развития.

Существует около десятка филогенетических систем *Phaeophyta*. В широко известной филогенетической системе шведского ученого H. Kylin (1933, 1937) по сходству (различию) в жизненных циклах и морфологическом строении от общего предка расходятся три эволюционные линии. Эти линии представлены им как классы *Isogeneratae*, *Heterogeneratae* и *Cyclosporeae*. В классе *Heterogeneratae* в соответствии с нитчатой или паренхимной структурой различаются два подкласса: *Haplostichinae* и *Polystichinae*. Первый подкласс объединяет порядки *Chordariales*, *Sporochnales*, *Desmarestiales*, второй — порядки *Punctariales*, *Dictyosiphonales*, *Laminariales*. К линии *Isogeneratae* отнесены *Sphacelariales*, *Ectocarpales*, *Cutleriales*, *Tilopteridales*, *Dictyotales*. Порядок *Fucales* составляет самостоятельную линию (класс) *Cyclosporeae*.

На основании анализа большого объема литературных источников и собственных данных, сравнительного изучения эмбрионального развития (помимо изучения морфологии и жизненных циклов), а также анализа распространения бурых водорослей в Мировом океане и их родственных связей Л. П. показала, что в группе *Phaeophyta* существуют две главные эволюционные линии. К одной из них относятся полиспоровые организмы с одноклеточной недробящейся эмбриоспорой, прорастающей в нить, к другой — олигоспоровые и полиспоровые организмы, с дробящейся эмбриоспорой, образующей многоклеточную паренхимную нодулу, также прорастающую в нить.

Первую эволюционную линию составляют порядки *Ectocarpales, Chordariales, Dictyosiphonales, Scytosiphonales, Cutleriales, Sporochnales, Desmarestiales* и *Laminariales*. В этой линии эволюции по сходству простейших форм таллома — проталлия и протонемы — следует выделить две ветви развития. Одна из них объединяет порядки *Ectocarpales, Chordariales, Dictyosiphonales, Scytosiphonales* и *Cutleriales*, другая — *Sporochnales, Desmarestiales* и *Laminariales*.

Вторую эволюционную линию составляют сохраняющие многоклеточную паренхимную нодулу порядки *Tilopteridales, Sphacelariales, Dictyotales* и *Fucales*. В этой линии нить образовалась не сразу, так как вначале эмбриоспора образовывала, по-видимому, некрупное многоклеточное паренхимное слоевище, на котором позднее возникла и эволюционно закрепилась однорядная нить. Паренхимные структуры у современных водорослей возникли из нити, т. е. вторично.

На основании изучения представителей порядка *Laminariales* в дальневосточных морях России, анализа литературных данных, а также сравнительного анализа онтогенеза у многоклеточных бентосных водорослей Л. П. была показана роль педоморфоза в эволюции *Laminariales*, в результате которого сформировался доминирующий на бореальном шельфе род *Laminaria* и распространенный в южном полушарии род *Lessonia*. Ею было сделано заключение, что наиболее древними в группе *Laminariales* являются представители с наиболее сложной морфологией, относимые к сем. *Lessoniaceae*, которые населяют наиболее стабильные в ледниковую эпоху пограничные воды бореальной и тропической зон. Был сделан вывод об огромном значении педоморфоза в формировании других таксономических групп и кайнозойской бентосной флоры в целом.

Опубликованная в 1972 г. филогенетическая система Л. П. в основных своих положениях получила подтверждение в работах L. D. Druehl, G. W. Saunders (1992), G. W. Saunders, G. T. Kraft (1995), I. H. Tan, Druehl (1996), сделавших свои заключения на основе молекулярных данных.

Филогенетические исследования Л. П. в соединении с биогеографическими позволили ей проанализировать эволюцию флоры *Rhodophyta* в северной части Тихого океана и эволюцию *Phaeophyta* в Мировом океане.

Анализ Л. П. распространения, родственных связей видов и родов и внутривидовой дифференциации бореальной тихоокеанской флоры *Rhodophyta* показал существование нескольких центров формообразования, позволил проследить миграционные пути и установить контакты исследуемой флоры с другими флорами Мирового океана.

В целом флорогенетический анализ позволил Л. П. заключить, что в позднем кайнозое умеренноводная тихоокеанская приазиатская флора вступает в значительные обменные контакты с умеренноводными флорами иного происхождения (американской, австральной и арктатлантической); индо-вестпацифической элемент дальневосточной флоры *Rhodophyta* сосредоточен в основном на южных ее окраинах.

Анализируя собственные данные по филогении, собственные и литературные данные по распространению и условиям обитания *Phaeophyta* в Мировом океане со времени происхождения группы (по данным молекулярных исследований предположительно не ранее триаса — 200 млн л. н., возможно в мелу), Л. П. пришла к заключению, что в современной флоре бурых водорослей сосуществуют 3 разновременные флоры: фукусовая—диктиотовая, по-видимому, мел—палеогеновая флора, ламинариоидная австральная палеогеновая (эоцен—олигоценовая) флора и ламинариевая бореальная миоцен—плиоцен—плейстоценовая флора.

Разделяя убеждения сторонников гипотезы, утверждающей, что именно включение льда — неустойчивого физического тела, обладающего значительной тепло-

емкостью, — в систему материки—вода—атмосфера обусловило кардинальные перестройки в биосфере: вымирание широко распространенных до тех пор аммонитов, белемнитов, динозавров и эволюцию и распространение млекопитающих и покрытосеменных на суше, — Л. П. пришла к заключению, что эти изменения также привели к возникновению и эволюции *Phaeophyta.*

Изучение распространения и экологии видов флоры северной части Тихого океана и формируемых ими сообществ позволило Л. П. выявить некоторые закономерности их распределения в литоральной и сублиторальной зонах, уточнить биономическую структуру литоральной и сублиторальной зон Японского моря и внести изменения в общепринятую биогеографическую систему зон и подзон, дополнив ее системой интерзон.

Анализируя распределение литоральных сообществ и режим осушения и увлажнения литоральной зоны материкового побережья Японского моря, создаваемого приливо-отливными колебаниями неправильного полусуточного периода, сезонными колебаниями муссонного характера с полугодовым периодом и многолетними колебаниями с периодом в несколько лет, Л. П. пришла к выводу, что литоральная зона есть зона периодических колебаний уровня моря и что приливная литораль, превышающая по вертикали 0.5 м, — так называемая «вайановская» литораль — есть частный случай литорали, характеризующийся значительным преобладанием приливной амплитуды над неприливной. В результате проведенного исследования была разработана схема вертикального деления литорали материкового побережья Японского моря, существенно отличающаяся от общепринятых схем.

Итогом изучения распределения растительных сообществ в сублиторальной зоне теплоумеренных морских водоемов и изменения экологических факторов, влияющих на их распределение, стала оригинальная схема деления сублиторальной зоны Японского моря, модифицированная в сравнении с широко известными схемами, предложенными для морских бассейнов.

Сезонные флористические и фитоценотические исследования Л. П. в заливе Посьета (Японское море) дали ей возможность установить связь между экологией, биологией и распространением видов *Rhodophyta, Phaeophyta, Chlorophyta* и определить роль каждой группы в формировании флоры, оценив различия между ними в способах расселения в Мировом океане.

Изучая термопатию видов как определенную потребность в тепловой энергии, измеряемой градусами температуры, Л. П. объединила виды со сходной энергетической потребностью в группы эври-, стенотермных и олиго-, мезо- и мегатермных видов.

Было выяснено, что термопатия и ее соответствие географическому распространению существенно различаются по таксономическим группам водорослей. Наибольшее соответствие термопатии распространению наблюдается у *Chlorophyta,* в меньшей степени оно выражено у *Phaeophyta* и *Rhodophyta.* Термопатические характеристики у зеленых водорослей залива беднее, чем у красных и бурых водорослей: зеленые водоросли Посьета разбиваются на 3 термопатические группы, бурые — на 4 и красные — на 5. Наиболее полно и дифференцированно реагируют на условия обитания красные водоросли и среди них — виды низкобореальной группы; за ними следуют бурые водоросли интерзональной группы.

Специфику распределения видов *Chlorophyta*, *Phaeophyta* и *Rhodophyta* по фитогеографическим и термопатическим группам Л. П. объясняет наибольшей интенсивностью видообразования (и родообразования) в последней из них. Преобладание у красных водорослей групповой приспособляемости над видовой в сравнении с двумя другими отделами является, как считает Л. П., проявлением крайней спе-

циализации полового размножения как формы конъюгации и имеет результатом их существенное количественное преобладание.

Подводя итоги изучения биологии, экологии и распространения видов флоры залива Посьета, Л. П. приходит к заключению, что в зональной фитогеографии термопатические градиенты находят свое отражение в совпадении однозначных с ними изотерм с границами зон.

Известно, что индивидуальное развитие и жизненные циклы у водорослей имеют определенные температурные градиенты. Этим градиентам на температурной шкале соответствуют значения 0, 5, 10, 15, 20, 25 °С.

Сезонные исследования Л. П. в заливе Посьета, расположенного в пределах бореально-тропической интерзоны, показали, что одним из наиболее важных градиентов в индивидуальном развитии, в циклах развития видов, обитающих в заливе, фитоценотических и флористических изменениях является температура 15°.

Северная граница бореально-тропической интерзоны в северо-западной акватории Тихого океана совпадает с июльской изотермой 15°, южная — с зимней январской изотермой 15°. Граница между низкобореальной и высокобореальной подзонами у берегов Азии также совпадает с летней изотермой 15°, но не июльской, а августовской. В низкобореальной подзоне за пределами интерзоны температура воды выше 15° держится в течение более короткого времени, а на границе с высокобореальной подзоной это время сокращается до нуля.

Из этого следует вывод, что соответствующие фитогеографическим границам изотермы могут быть найдены только эмпирически.

Такое осмысление зональных фитогеографических явлений дает Л. П. основание отказаться от системы примыкающих друг к другу равнозначных зон Сетчелла, с границами, выделенными по летним, августовским, изотермам, которая не отражает истинного характера географической дифференциации флоры, и критически отнестись к системе зон и подзон А. Д. Зиновой (1962), которая хотя и основана на изучении ареала и зональной дифференциации флоры, имеет тот недостаток, что выделенные зоны не объединяются (объединяются только подзоны).

Географический анализ флоры водорослей Тихого океана и северо-восточной части Атлантического океана, основанный на изучении ареала таксономической единицы (прежде всего ареала вида), позволил Л. П. дополнить систему зон и подзон А. Д. Зиновой системой интерзон и уточнить фитогеографические границы в северной Пацифике, соотнеся их с границами зон, подзон и интерзон. Крайние границы подзон в модифицированной системе совпадают с границами зон (как в системе А. Д. Зиновой), границы интерзон смещены относительно и тех, и других, т. е. интерзонами выделяются флористические переходы, существующие между зонами и подзонами.

Изучение и анализ видовой изменчивости (индивидуальной, возрастной, экологической, географической) и монографическая работа с наиболее трудными в таксономическом отношении представителями дальневосточной флоры имели результатом описание 1 нового для науки семейства, 9 родов, 26 видов, 10 внутривидовых таксонов; предложено более 20 таксономических комбинаций.

В числе опубликованных Л. П. работ 2 монографии «Водоросли залива Петра Великого» (1980) и «Красные водоросли дальневосточных морей России» (1994). Обе они основаны на оригинальном материале (синонимика, описания таксонов, экология, распространение, биогеографическая характеристика). Готовится к публикации новая монография по бурым водорослям Японского моря.

В течение ряда лет Л. П. являлась куратором Гербария водорослей Лаборатории альгологии. Зная историю его создания, понимая, какую бесценную информацию

несет каждый гербарный образец, она требовательно относится к его сохранению и развитию. Ее сборы из Баренцева моря, дальневосточных морей и Индийского океана — весомый вклад в фонд Гербария.

Л. П. щедро делится своими знаниями со специалистами, которые на протяжении многих лет приезжают к ней на длительную стажировку из различных институтов страны: из ВНИРО, ИБМ, ИОАН, Камчатского филиала Тихоокеанского института географии ДВО РАН, Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии, СахТИНРО, Дальневосточного государственного университета. Руководила курсовыми и дипломными работами студентов кафедры ботаники СПбГУ.

Л. П. — член Международного фикологического общества, входит в состав редколлегии «Новостей систематики низших растений», «Растительных ресурсов», была членом редколлегии журналов «Биология моря» и «Альгология» и организатором симпозиума «Эволюция циклов развития у водорослей» на 12-м Международном Ботаническом конгрессе (1975 г.). Широкая научная эрудиция и великолепное знание русского языка способствовали повышению качества рецензируемых и редактируемых ею статей.

Природа наградила Л. П. аналитическим складом ума и исключительной работоспособностью. Ее преданность науке, высокая порядочность и честность во всем, строгость и требовательность к себе и другим, прямота, справедливость, доброжелательность, отзывчивость и скромность вызывают глубокое уважение коллектива Лаборатории альгологии и коллег из других институтов, знающих ее по совместным экспедициям илн стажировавшихся у нее.

Л. П. вырастила прекрасного сына Павла, который закончил Биолого-почвенный факультет ЛГУ и защитил диссертацию. По специальности он биохимик, работает в области нейрохимии, изучает сигнальные системы клетки. У нее растут замечательные внуки — Глеб и Александра.

От души желаем Луизе Павловне творческого долголетия и доброго здоровья.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ Л. П. ПЕРЕСТЕНКО

1963. Водоросли, новые для Мурмана // Бот. матер. Отд. споровых раст. Т. 16. С. 69—72.

1964. Новая паразитическая багрянка из Каспийского моря // Новости систематики низших растений. С. 132—138. (Совместно с А. Д. Зиновой).

Список водорослей литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман) // Там же. С. 139—146.

1965. Распределение водорослей на литорали губ Плохие и Большие Чевры (Восточный Мурман) // Распределение и состав промысловых водорослей Баренцева моря. Тр. Мурманск. морск. биол. ин-та. Вып. 8 (12). С. 13—22.

Род *Acrosiphonia* J. Ag. на Мурманском побережье (Баренцево море) // Новости систематики низших растений. С. 50—64.

1967. О двух видах водорослей из рода *Rhodoglossum* J. Ag., обитающих в морях Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. С. 150—152.

Rhodomela larix (Turn.) C. Ag. на советском побережье Тихого океана // Там же. С. 141—150.

1968. Водоросли залива Посьет (Японское море). I // Новости систематики низших растений. С. 48—53.

1969. К биономии литоральной и сублиторальной зон материкового побережья Японского моря // Бот. журн. Т. 54. № 10. С. 1545—1557.

1971. Водоросли залива Посьета, новые для флоры южного Приморья и советских берегов Японского моря // Исследования фауны морей. Т. 8 (16): Фауна и флора залива Посьета Японского моря. Л.: Наука. С. 7—21.

Список флоры и фауны залива Посьета Японского моря. Отделы: *Chlorophyta, Phaeophyta, Rhodophyta, Embryophyta — Siphonogama.* Там же. С. 303—305.

1972. Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Бот. журн. Т. 57. № 7. С. 750—764.

Эколого-географический обзор флоры водорослей залива Посьета (Японское море). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 28 с.

1973. О новых видах *Rhodymenia* Grev. и *Odonthalia* Lyngb. (*Rhodophyta*) // Новости систематики низших растений. Т. 10. С. 61—68.

1974. Список водорослей литорали Курильских островов // Растительный и животный мир литорали Курильских островов. № 1. Новосибирск: Наука. С. 332—338. (Совместно с А. Д. Зиновой).

Фитогеографические границы в северной части Тихого океана // Всесоюзн. совещ. по морской альгологии — макрофитобентосу: Тез. докл. М. С. 99—102.

1975. *Gloiopeltis furcata* (Post. et Rupr.) J. Ag. на северо-западном побережье Тихого океана // Новости систематики низших растений. Т. 12. С. 152—160.

Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Пластинчатые криптонемиевые водоросли (пор. *Cryptonemiales, Rhodophyta*) // Бот. журн. Т. 60. № 12. С. 1676—1689.

New genus and family of the order *Cryptonemiales* (*Rhodophyta*) // Abstr. XII Intern. Bot. Congr. L. Vol. 1. P. 43.

1976. К проблеме эволюции жизненных циклов у бурых водорослей // Матер. V Московск. совещ. по филогении растений. М. С. 135—138.

Красные водоросли дальневосточных морей СССР. *Turnerella* Schmitz, *Opuntiella* Kylin (*Solieriaceae, Gigartinales*) // Новости систематики низших растений. Т. 13. С. 39—50.

Растения. Водоросли — Algae. Цветковые — *Embryophyta* — *Syphonogama* // Животные и растения залива Петра Великого. Л.: Наука. С. 153—174.

1977. О некоторых поправках к видам *Abbotia* Perest. и *Kallymeniopsis* Perest. // Бот. журн. Т. 62. № 3. С. 398.

Род *Odonthalia* Lyngb. в морях Дальнего Востока // Новости систематики низших растений. Т. 14. С. 33—41.

1978. К нахождеиию *Gracilaria textorii* (Sur.) J. Ag. в заливе Петра Великого (Японское море) // Новости систематики низших растений. Т. 15. С. 37—39.

О видах рода *Callopohyllis* Kütz. (*Kallymeniaceae*, *Rhodophyta*) в морях Дальнего Востока // Там же. С. 30—37.

Основные закономерности распределения водорослей на литорали западной части Берингова моря // Закономерности распределения и экология прибрежных биоценозов. Л.: Наука. С. 72—75, 201—204. (Совместно с К. Л. Виноградовой).

Список водорослей литорали восточной Камчатки и западной части побережья Берингова моря // Литораль Берингова моря и юго-восточной Камчатки. М.: Наука. С. 150—155. (Совместно с К. Л. Виноградовой и Н. Г. Клочковой).

1980. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука. 232 с.

1981. Существует ли вид *Halosaccion tilesii* Kjellman? // Новости систематики низших растений. Т. 18. С. 23—25.

1982. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. I // Новости систематики низших растений. Т. 19. С. 16—29.

Neoabbottiella Perest.— новое родовое название // Там же. Т. 19. С. 30.

О принципах зонального биогеографического районирования Мирового океана и о системе зон // Морская биогеография. М.: Наука. С. 99—114.

1983. Виды рода *Porphyra* Ag. в дальневосточных морях СССР. II // Новости систематики низших растений. Т. 20. С. 35—45.

Дальневосточный государственный морской заповедник. Морские растения. Фитобентос. Препринт № 9. Институт биологии моря ДВНЦ АН СССР. Владивосток. С. 33—35. (Совместно с А. В. Жирмунским, Е. В. Красновым, Г. Э. Куренцовой и В. П. Шунтовым).

Обзорный ключ семейства *Delesseriaceae* Näg. дальневосточных морей СССР // Новости систематики низших растений. Т 20. С. 51—54.

Род *Phycodrys* Kütz. и его характерные признаки // Там же. Т. 20. С. 45—51.

1984. Новые виды водорослей дальневосточных морей СССР // Новости систематики низших растений. Т. 21. С. 41—50.

1985. О жизненных циклах у *Rhodophyta* // Бот. журн. Т. 70. № 6. С. 761—770.

1986. Красные водоросли дальневосточных морей СССР. Новые представители сем. *Crossocarpaceae* Perest. // Новости систематики низших растений. Т. 23. С. 88—97.

Многолетние изменения экосистем залива Посьета (Японское море) в связи с процессами деструкции живого органического вещества // Океанология. Т. 31. Вып. 1. (Совместно с А. Н. Голиковым, О. А. Скарлато, Г. Н. Бужинской и др.).

1988. Дополнение к флоре красных водорослей Берингова моря // Новости систематики низших растений. Т. 25. С. 54—57.

Красные водоросли (*Rhodophyta*) северо-западной части Тихого океана. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л. 34 с.

К формированию современной флоры красных водорослей дальневосточных морей СССР // Актуальные проблемы ботаники в СССР: Тез. докл. VIII делегат. съезда ВБО. Алма-Ата. С. 123—124.

Явления параллелизма и дивергентной эволюции у *Rhodophyta* и их значение для филогенетических построений // Бот. журн. Т. 73. № 2. С. 161—171.

1991. Предварительный список бентосных морских водорослей и трав, собранных у Сейшельских оетровов в Индийском океаие // Новости систематики низших растений. Т. 28. С. 40—47. (Совместно с Т. В. Титляновой и А. А. Калугиной-Гутник).

1992. Species composition, distribution and abundance of algae and seagrasses of the Seychelles Islands // Results of the USSR—USA expedition in marine biology to the Seychelles Islands. Chapter 5 // Atoll Research Bulletin. N 369. P. 1—69. (Совместно с А. А. Калугиной-Гутник и Т. В. Титляновой).

1993. Закономерности развития филлоидных структур у водорослей // Филлом: структура, эволюция, филогения (27 — 30 сентября 1992 г., Бологое): Тез. школы. М. С. 33.

Фитоценозы литорали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот журн. Т. 78. № 8. С. 36—46.

1994. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 331 с.

The collections of algae. The Komarov botanical institute of the Russian Academy of Science. (буклет).

1996. Растительность литорали и сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Бот. журн. Т. 81. № 8. С. 13—22.

Фитоценозы литорали восточной Камчатки // Там же. Т. 81. № 10. С. 16—22.

Фитоценозы сублиторали восточной Камчатки // Там же. Т. 81. № 12. С. 20—28.

Фитоценозы сублиторали юго-западного побережья Охотского моря и Шантарских островов // Там же. Т. 81. № 7. С. 41—55.

1997. Растительность литорали и сублиторали восточной Камчатки // Бот. журн. Т. 82. № 2. С. 46—55.

1998. О происхождении и эволюции ламинариевых водорослей (*Laminariales, Phaeophyta*) // Бот. журн. Т. 83. № 5. С. 1—11.

2000. Эволюция бурых водорослей (*Phaeophyta*) в Мировом океане. 1. Особенности географического распространения // Бот. журн. Т. 85. № 8. С. 1—13.

Эволюция бурых водорослей (*Phaeophyta*) в Мировом океане. 2. Условия, закономерности и этапы // Там же. Т. 85. № 11. С. 1—6.

2001. Дополнение к флоре Японского моря // Новости систематики низших растений. Т. 35. С 18—26. (Совместно с Т. В. Титляновой).

Литоральные фитоценозы Командорских островов // Бот. журн. Т. 86. № 1. С. 55—64.

Эпифиты *Laminaria japonica* Aresch. f. *longipes* (Miyabe et Tokida) Ju. Petrov // Новости сиетематики низших растений. Т. 35. С. 26—30. (Совместно с А. А. Чумаковым).

2002. New species of *Ptilota* (*Ceramiaceae, Rhodophyta*) from Kunashir Island (the Kurile Islands) // Бот. журн. Т. 87. № 3. С. 116—120.

2004. О типификации рода *Halosaccion* и статусе рода *Devaleraea* (*Palmariales, Rhodophyta*) // Бот. журн. Т. 89. № 7. С. 1147—1153.

2005. Новые и интересные виды бурых водорослей острова Сахалин // Новости систематики низших растений. Т. 39. С. 66—78. (Совместно с В. А. Штриком).

Род *Sphacelaria* Lyngbye (*Sphacelariales*, *Phaeophyta*) в дальневосточных морях России // Там же. С. 61—65.

2007. О таксономическом положении *Melanosiphon intestinalis* (*Phaeophyta, Dictyosiphonales*) // Бот. журн. Т. 91. № 3. С. 378—384.

2008. Виноградова Кира Леонидовна (к 70-летию со дня рождения) // Бот. журн. Т. 93. № 3. С. 482—493. (Совместно с Л. Н. Волошко).

Красная книга Российской Федерации. 24 очерка (в печати).

Новый вид *Rhodymenia abyssicola* sp. nov. из Японского моря // Бот. журн. Т. 93. № 9. С. 1464—1470.

Род *Desmarestia* Lamour. (*Phaeophyta*, *Desmarestiaceae*) в дальневосточных морях России // Бот. журн. Т. 93. № 7. С. 1058—1073. (Совместно с Т. А. Заходновой).

УДК 92 (47 + 57) : 58 Бот. журн., 2008 г., т. 93, № 12

© Р. В. Камелин

АНДРЕЙ АЛЕКСАНДРОВИЧ ФЕДОРОВ (К СТОЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

R. V. KAMELIN. ANDREY ALEKSANDROVICH FEDOROV (TOWARDS THE 100th BIRTHDAY)

Ботанический иститут им. В. Л. Комарова РАН
197376 С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 2
Поступила 05.09.2008

Мало ныне помнит даже тех ботаников, которыми славился Ботанический институт (БИН) им. В. Л. Комарова АН СССР в 60—80-е годы XX в. в нашей стране и за рубежом. Казалось бы, в систематике растений память о ее творцах — дол-



гая. Систематики обязаны использовать труды предшественников; описанные ими виды (и названные в их честь), и другие таксоны должны отражаться в монографиях и флорах. Но связать эти труды с жившим когда-то человеком, понять в них его — труднее. Всего-то два десятка лет назад не стало Андрея Александровича Федорова, а помнят о нем и, что печальней всего, о его трудах очень немногие. А ведь это был выдающийся систематик и ботанико-географ, член-корреспондент АН СССР! Вот уж подлинно — Sic transit gloria mundi. И долг мой — снова напомнить об этом замечательном ученом и человеке, одном из моих учителей. В первую очередь — о его трудах.

Ан. А. Федоров родился 30(17) октября 1908 г. в Твери. Там он закончил общеобразовательную школу (2-й ступени) и полный курс Педагогического института (в 1929 г.). На становление Ан. А. как ботаника (и на его брата Александра, который был старше почти на 2 года, и еще на одного замечательного ботаника С. А. Невского, тоже тверитянина) решительным образом повлиял Алексей Порфирьевич Ильинский, работавший в Твери (по совместительству) как профессор, а затем и заведующий кафедрой ботаники. А. П. Ильинский — выдающийся ботанико-географ, особенно известный как автор единственного оригинального русского труда «Растительность Земного шара», — был исключительно эрудированным ботаником (и вообще биологом), глубоким знатоком Ч. Дарвина. Не был он чужд и систематики. Основным местом его работы в это время был отдел геоботаники Главного Ботанического сада РСФСР (Ленинград), где он был зам. заведующего (Н. И. Кузнецова). Одновременно он преподавал в Ленинградском университете, читая дополняющий профессорский курс Н. А. Буша «Растительность России» — курс «Лесоведение» (на кафедре ботаники, которой заведовал В. Л. Комаров). Кроме того, Ильинский сотрудничал и с Н. И. Вавиловым по темам Института прикладной ботаники и новых культур, касающимся интродукции древесных пород. Братья Федоровы вспоминали, что профессор приезжал в Тверь два раза в месяц с новинками литературы и известиями о работах крупнейших ботаников СССР (и мира). Оба брата чувствовали, что они — соучастники работ большого коллектива ученых, преданных ботанике. Немудрено, что еще на студенческой скамье они активно вошли в науку, и к окончанию курса у Ан. А. были уже три опубликованные совместно с братом работы. Одна из них, «О реликтовом характере арктоальпийских и степных растений Пинежской флоры» в «Трудах Ленинградского общества естествоиспытателей», была итогом двух полевых сезонов (1927—1928), проведенных в таежных районах бассейна р. Пинеги (Архангельская обл., а тогда — Северный край), где на ряде обнажений по берегам Пинеги нашлось немало совершенно чуждых тайге редких растений (до этого о некоторых из них сообщал лишь Р. Поле, проехавший по северной части бассейна). Братья Федоровы собрали не только значительно больше, но и справедливо обратил внимание на то, что на обнажениях Пинеги сочетаются виды не толь-

ко арктоальпийские, но и лесостепные, и посчитали их (разумеется, не без помощи А. П. Ильинского) реликтовыми типами, свидетельствующими о прошлых этапах развития растительности в этих краях. Не могу не отметить то, что в итоговой сводке В. М. Шмидта «Флора Архангельской области» (2005) о работе Федоровых нет ни слова.

По окончании института Ан. А. Федоров познакомился по рекомендации А. П. Ильинского с Н. И. Вавиловым и был приглашен им на работу в Сухумскую станцию его Института (будущего ВИР). Я слышал от многих (и очень разных) ученых, которым довелось встречаться с Н. И. Вавиловым, как умел этот замечательный ученый и человек вовлечь в работу, заразить своими идеями, буквально очаровать сотрудников даже при кратком общении с ним. Так было и с Ан. А., и этим он всегда гордился; более того, именно он назвал в честь Вавилова новый род растений *Vavilovia* Fed. (а было это в 1939 г.!). Начав работы в Сухуми с прикладных исследований — серьезных морфологических работ по видам австралийских акаций, интродуцированных в Закавказье (и затем ставших популярной цветочно-декоративной культурой, в просторечье — «мимозой», завозимой в столицу и другие крупные города к празднику 8 Марта), по настоящему жасмину, Ан. А. Федоров быстро вошел в круг кавказских ботаников, полюбил Кавказ и стал целенаправленно развиваться как систематик и ботанико-географ, знаток кавказской флоры. Особенно способствовало тому общение с замечательным систематиком, работавшим в Тбилиси, проф. Д. И. Сосновским, о котором Ан. А. нередко уважительно вспоминал и в годы моего ученичества. Несомненно, что Д. И. подвигнул Ан. А. Федорова на глубокое освоение латыни, привил ему особый пиетет к классикам — отцу и сыну Декандолям, Эдмону Буассье, рассказал о многих исследователях кавказской флоры, с которыми ему доводилось общаться. Именно Д. И. Сосновский посоветовал Ан. А. перейти в только что организованный Биологический институт Армянского филиала АН СССР. Немаловажно было и то, что еще в Сухуми Ан. А. познакомился с учеником Сосновского А. Л. Тахтаджяном, который стал после короткого периода работы на Сухумской станции ВИР сотрудником Естественно-исторического музея в Эривани (а гербарий этого музея переходил в новый институт). С переездом в Ереван Ан. А. особенно тщательно занимается розоцветными и бобовыми Кавказа, много путешествует и интенсивно занимается флорой высокогорий. Совместно с А. Л. Тахтаджяном он описывает новые виды миндаля, совместно с братом монографически изучает изменчивость мушмулы на Кавказе, начинает описывать новые виды груш. Одновременно Ан. А. завершает и исследование дикорастущих видов гороха Кавказа (эта работа стала кандидатской диссертацией Ан. А., защищенной в 1938 г.), описывает новый вид ржи из Армении, а в 1939 г. впервые ставит задачу создания «Флоры Еревана» и «Флоры Армении», как важнейшей цели работ ботаников Армении.

В это же время Ан. А. был привлечен к обработке рода *Amygdalus* для «Флоры СССР», которую выполнял И. А. Линчевский. И. А. закавказских видов рода не знал, да и не имел хороших материалов по ним (почти все они были в это время в Ереване и отчасти — в Тбилиси), да и кавказские материалы гербария БИН РАН были уже обработаны Ан. А. Федоровым. Так Ан. А. впервые попал в коллектив авторов «Флоры СССР» (обработка миндалей вышла в 1941 г.).

В Армении Ан. А. провел все годы войны, будучи ученым секретарем Биологического Института Арм. ФАН СССР, затем — зав. отделом систематики и географии растений Ботанического Института АН Армянской ССР. Он продолжал работать по сложным группам розоцветных Кавказа и в 1943 г. защитил докторскую диссертацию «Груши Кавказа» (в полном объеме оставшуюся неопубли-

кованной), совместно с А. Л. Тахтаджяном подготовил первую флористическую сводку по Армении — «Флору Еревана» (опубликованную на армянском языке в 2 томах в 1946 г.). В 1944 г. В. Л. Комаров при посещении им Еревана приглашает Ан. А. на работу в Ленинград, и с 1945 г. Ан. А. — сотрудник БИН АН СССР, сначала — зав. Кавказским Гербарием, затем — зав. Лабораторией систематики и географии растений БИН. Он вновь вместе с братом почти сразу получает возможность поработать в высокогорьях Средней Азии (в Ферганской (Южно-Киргизской) экспедиции АН СССР), ему поручают обработку основной части сем. *Primulaceae* и сем. *Campanulaceae* для «Флоры СССР», наконец, у Ан. А. появляется и своя семья (супруга Ан. А. — Е. М. Ильина, дочь проф. М. М. Ильина, тоже начинавшая работать как ботаник, после замужества полиостью посвятила свою жизнь мужу). Именно в БИН РАН Ан. А. Федоров и смог реализовать свой замечательный талант ботанико-географа (флориста) и систематика.

Ан. А. был систематиком «от бога», признанным при жизни и в СССР, и в мире. Лучшие его работы — пример монографических трудов по полноте освоения гербарных материалов и литературы, по сочетанию глубоко прочувственных традиций, заложенных предшественниками, и тщательного обоснования оригинальных подходов в системе изучаемой группы. Характерно, что для многих групп, с которыми он работал, ои публиковал и эксикатные материалы. Диагнозы новых таксонов Ан. А. — образцы прекрасной латыни. Особо отмечу, что среди обработок «Флоры СССР» нет ни одной другой обработки, в которой бы специально были проанализированы виды, описанные с территории СССР старыми авторами, по которым достоверных материалов найти не удалось (как это сделано Ан. А. в приложении к обработке рода *Campanula*). Обработка *Campanulaceae* во «Флоре СССР» — одна из лучших в этой монументальной флоре. В ней Ан. А. первым из монографов начал перестройку системы семейства, предложенной А. Декандолем, выделив 6 новых триб и описав 5 новых родов. Существенной перестройке подверглась и система крупнейшего рода *Campanula* (около половины видов которого — 162 — вошли в обработку во «Флоре СССР»). Ан. А. обработал этот род и для «Flora europaea» (за исключением сложной гибридогенной группы родства *Campanula rotundifolia* — *C. pulla* — *C. rhomboidalis*, обработанной чешским ботаником М. Ковандa). В этой флоре Ан. А. описал 104 вида (из 144) и 40 подвидов, распределив их по группам родства, аналогичным подсекциям и рядам обработки во «Флоре СССР». Он обработал это семейство для «Флоры Азербайджана» и для «Флоры европейской части СССР». В последней он особо подчеркнул, что система и семейства в целом, и рода *Campanula* еще не охватила всего объема известных уже видов (и родов). Ан. А. обработал для «Флоры СССР» и бóльшую часть сем. *Primulaceae* (в том числе — род *Primula*). Для «Флоры Армении» он обработал и бóльшую часть розоцветных (они разделены здесь на семейства *Rosaceae* и *Malaceae*). Монографически Ан. А. обработал род *Pyrus*, прежде всего для сводки «Деревья и кустарники СССР», для второго издания «Флоры Кавказа» А. А. Гроссгейма. Для «Флоры СССР» он обработал и род *Anthemis* из сложноцветных (описав 7 новых видов), для «Флоры Азербайджаиа» — трагакантовые виды астрагалов (и составил общий ключ для всех видов рода), для «Флоры Белоруссии» — род *Viola*. В последние годы жизни он много занимался тропическим сем. *Dipterocarpaceae* и кавказскими видами рода *Scutellaria*, *Campanula*.

Ан. А. Федоров был организатором работ и главным редактором 5—7 томов второго издания «Флоры Кавказа» ушедшего из жизни А. А. Гроссгейма (1952—1967) и «Флоры европейской части СССР», 1—5-й тома которой он еще редактировал (6-й том частично). «Флора Кавказа» так и осталась без последнего

тома, а «Флору европейской части СССР» (Флору Восточной Европы) завершил Н. Н. Цвелёв.

Очень важно подчеркнуть принципиальное различие в концепции вида в разных обработках Ан. А. Обработки для «Флоры СССР», «Флоры Кавказа» и других кавказских флор выполнялись им строго в рамках «Комаровской концепции вида», но обработки для «Флоры европейской части СССР» и «Flora europaea», а также некоторые иные более поздние он делал с иных позиций (ближе к концепции С. И. Коржинского). Однако для авторов «Флоры европейской части СССР» он не настаивал на строгом соблюдении обнародованной им концепции (что сказывалось в большом разнобое обработок). Для самого же Ан. А. большинство его обработок стало и важным источником для ботанико-географического анализа (преимущественно направленного на выяснение генезиса флоры, особенно неоген-четвертичных этапов истории флоры, а позднее — на разработку районирования территорий по данным состава флор). Ан. А. был прекрасно подготовлен к ботанико-географическим исследованиям. Еще в институте он слушал курсы и географического цикла обучения учителей, как ученик А. П. Ильинского имел опыт фитоценологических работ, более того, он вообще любил географию (и одна из его работ — «Физико-географический очерк Центральных Саян» — свидетельство тому). Он был и заядлым путешественником (и особенно — на Кавказе — горовосходителем, чем весьма гордился). В библиотеке его была полная подборка всех наших альпинистских сборников «Побежденные вершины». Кавказский цикл ботанико-географических работ Ан. А. был начат как раз с работ в высокогорьях Армении (Капуджих, Арагац), выявивших существенное различие во флоре и растительности в разных высокогорных массивах. В работе «Альпийские ковры Кавказа и их происхождение» (1942) он описал высокогорные фитоценозы Кавказа, близкие к альпийским «маттам», и показал их тесную связь с современным оледенением (и особенно с ледниковыми карами). А в 1952 г. была опубликована замечательная завершающая работа «История высокогорной флоры Кавказа в четвертичное время как пример автохтонного развития третичной флористической основы». Это одна из тех работ, которые всесторонне обосновали преимущественно автохтонный процесс преобразования флор (особенно в горных странах с богатой флорой), а также и автохтонные процессы преобразования растительности в горных странах с развитыми очагами местных оледенений и, таким образом — очень ограниченную роль процессов миграции во флорогенезе горных стран. Для равнинных стран, подвергавшихся оледенению, Ан. А. предполагал преимущественное заселение свободных территорий с юга, а не с севера, и тем более путем далеких миграций с востока. Собственно для Кавказа бореальные связи флоры датируются им плиоценом; высокогорные элементы флоры здесь большей частью оригинальные, причем разные на западе и на востоке Кавказа, и уже с неогена — как мезофильные, так и ксерофильные по природе. Подобные воззрения необходимо было доказать в полемике со специалистами в разных областях знания — геологами, географами, палеоботаниками, а также с ботаниками, принимающими для объяснения состава флор гор Кавказа различные варианты миграционных гипотез (а среди них были и такие корифеи, как Н. И. Кузнецов, А. Н. Криштофович, А. А. Гроссгейм, М. Г. Попов и др.). Федоров не только детально анализирует флору высокогорий Кавказа (в том числе состав ряда родов, детально известных ему — *Primula*, *Campanula*, *Gentiana*, *Delphinium*, *Ranunculus*, *Saxifraga*, *Potentilla* и др.), но и обосновывает своеобразие высокогорных «растительных формаций», возникших на Кавказе и в третичный период, и в плейстоцене. Он разбирает и факты отсутствия на Кавказе арктомонтанных элементов, и те немногие случаи, которые сторонники миграций полагали

примерами четвертичных миграций (*Dryas caucasica*, *Oxyria digyna* s. l. и др.). Он показывает и недостаточную фактическую основу представлений сторонников дальних миграций в ненадежных палеогеографических реконструкциях, в пренебрежении зональностью растительности в прошлые эпохи, в упрощении богатого состава третичных флор. Он использует при этом уже и факты, полученные в экспедициях в Фергане и в Саянах. Эта работа вместе с работой «О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода *Pyrus* L. s. str.)», равно как и одновременные публикации А. И. Толмачева, В. Б. Сочавы, В. Н. Васильева совершенно изменяли суть анализа флор, особенно в богатых горных странах. Вместо построений гипотетических миграций современных видов из каких-то далеких центров происхождения он превращался в определение собственно ядра данной флоры, характера его преобразований на данной территории (автохтонно), анализ родственных связей большинства видов флоры (как внутри ее, так и в соседних с нею флорах). При обнаружении же далеких дизъюнкций родственных элементов — выяснялись возможности развития их в единой полихронной флоре, занимавшей обширные территории, определенного зонального положения и с определенным типом климата.

В эти же годы Ан. А. Федоров начинает работать в составе Советско-Китайской биологической экспедиции АН СССР и АН КНР. В 1955—1956 гг. вместе с И. А. Линчевским и М. Э. Кирпичниковым, с китайскими ботаниками и энтомологами, российскими энтомологами Д. В. Панфиловым и О. Л. Крыжановским он работает в Юго-Западном Китае (в основном в Сычуани и Юннани), а в 1957 г. вместе с И. А. Линчевским, В. И. Полянским, а часть времени и с В. Н. Сукачевым, Н. В. Дылисом, С. Я. Соколовым — на о-ве Хайнань и снова на крайнем юго-западе Юннани. Под руководством китайских флористов У-Чжени, Цай-Ситао, Фан-Ваньпэя Ан. А. быстро осваивает основное разнообразие флоры тропиков на юге Китая и целенаправленно исследует взаимоотношения тропических и голарктико-субтропических элементов флоры (и типов растительности) в горных районах их контакта, штудирует обширную литературу и уже в первый год работ делает важные обобщения. Он воскрешает из забытья идеи нашего выдающегося ботанико-географа А. Н. Краснова о тропической флоре как источнике формирования флор умеренных широт путем автохтонного преобразования их на значительных территориях, занятых ими ранее (таким образом используя представления А. Н. Криштофовича о полихронных флорах). Ан. А. предложил различать в преобразованиях исходных тропикогенных флор Азии 4 стадии их развития в ряду преобразования лесных ценозов (до хвойных лесов включительно). Сейчас модно употреблять для подобных представлений хлесткое возражение С. В. Мейена «фитоспрединг», но, конечно, Мейен никогда не читал ни работ Краснова, ни Федорова, да и вообще ботанико-географических работ многих и многих ботаников, считавших тропические флоры исходными для умеренных флор покрытосеменных (об этом же говорил даже М. Г. Попов, стоявший в целом на иных позициях). Опубликованный в начале 1957 г. расширенный текст доклада Ан. А. — «Флора юго-западного Китая и ее значение для познания растительного мира Евразии» был быстро переведен на китайский язык (и освоен китайскими ботаниками). Опубликовал Ан. А. и две специальные работы по тропическим лесам Китая, а в 1964 г. вышел в свет и большой раздел по флоре и растительности Китая в книге «Физическая география Китая». В нем Ан. А. дает характеристику восточной и южной частей Китая и новое флористическое районирование этой территории с описанием 3 провинций Индокитайской подобласти Индомалезийской области Палеотрописа и 4 провинций и 2 подобластей Восточноазиатской области Голарктиса. Центральноазиат-

скую же — западную и северную — части Китая характеризует в этой книге В. И. Грубов (3 провинции Центральноазиатской подобласти Древнего Средиземья).

В этой работе Ан. А. приводит и некоторые новые доказательства первичности тропических флор по отношению к их производным. К этому времени он уже успел поработать и в тропиках Цейлона (Шри Ланка) и Индонезии, проработать множество литературы и познакомиться со многими видными ботаниками — знатоками тропических флор. Он отмечает, что в тропиках не только в видах и родах, но и в семействах и порядках можно видеть полные генетические ряды родства. Как и В. Н. Сукачев, с которым он общался, он обращает внимание на отсутствие географической изоляции близких видов (да и их экологическую близость в дождевых тропических лесах), на малую (возможно, и первичную) численность особей разных близких видов, на обилие в тропиках монотипных (и, видимо, древних) родов. Некоторые из этих положений он докладывает и на Ботаническом конгрессе в Эдинбурге (1964), а в 1966 г. публикует статью «Структура тропического дождевого леса и видообразование во влажных тропиках» (на английском) и становится признанным в мире специалистом по тропикам. В этой работе Ан. А. доказательно показывает своеобразие процессов видообразования в экстра-полидоминантном тропическом лесу, ограниченную роль отбора и большую роль генетико-автоматических преобразований (гендрейфа) в малых популяциях, большую полноту гомологических рядов в семействах. Сам Ан. А. детально работает с сем. *Dipterocarpaceae* (и близкими к нему). Он опубликовал 3 работы (в том числе одну на немецком и одну на английском языке), специально обсуждающие результат исследований разных родов семейства, и дал его характеристику в коллективной сводке «Жизнь растений» (в этой сводке он характеризовал еще 4 семейства, развитые главным образом в тропиках, — *Ochnaceae*, *Theaceae*, *Tetrameristaceae*, *Bonnetiaceae*).

Параллельно шли работы во «Флоре европейской части СССР», и в 4-м томе этой сводки была опубликована последняя ботанико-географическая работа Ан. А. Федорова «Фитохории европейской части СССР» (1979). Это очень интересный опыт районирования, совершенно оригинальный — и по рангам, и по названиям, объему и границам выделов. Сам Ан. А. считал его чисто флористическим, хотя нетрудно заметить, что часть границ по существу проведена по растительности. Наиболее оригинальным решением было деление Голарктики на Северо- и Южно-Голарктические области (где в Южно-Голарктической области объединены Древнее Средиземье Старого Света, Восточная Азия и юго-запад Северной Америки, почему-то ограниченный лишь Северной Мексикой). Это чисто флорогенетическое построение (по принадлежности к единой полихронной флоре) совершенно не учитывает огромную разницу современных флор, входящих в эту область (да и ранг этой «области» явно занижен). Позднее нечто подобное предложил в своих работах А. А. Колаковский, выделяя так называемую Средиземногорную область. Сомнительным решением является отнесение в Европейскую провинцию таежных районов Северного округа (да и его границы). Совершенно неестественным представляется соединение Прибалтики со Среднерусской возвышенностью в одном округе, включающем еще и Жигули (список эндемиков этого округа содержит и ряд эндемиков собственно Восточного округа (Степного или Понтического)). Очень важными в этой связи представляются вводные страницы этой работы. Именно здесь проводится мысль, что основой для выделения фитохорий является историческое развитие флоры, а автохтонное развитие и миграции во флоре представляют единый процесс. Это, конечно, оправданно для такой территории,

как европейская часть СССР (в основном занятой послеледниковой флорой, расселявшейся из разных рефугиумов в разное время). Крайнее увлечение автохтонными построениями С. Кульчинского и В. Н. Васильева, в сущности, отвергается. Вообще, в последние годы активной работы многие собственные суждения Ан. А. старался согласовать и с суждениями оппонентов, смягчить столь свойственный ему ранее полемический задор.

Следует сказать и еще о ряде важных свершений Ан. А. в создании справочных пособий. Вместе с М. Э. Кирпичниковым он опубликовал первый выпуск «Справочного пособия по систематике растений», вместе с Б. К. Шишкиным опубликовал обзор важнейших работ по флоре и систематике, выполненных в СССР после Великой Отечественной войны (к началу создания сводки «Flora europaea», где он был региональным советником-консультантом). Позднее он еще возвращался к подобным обзорам. Но особенно велика его роль как редактора уникальной, наиболее полной на то время сводки, подготовленной коллективом цитологов и кариосистематиков БИН РАН «Хромосомные числа цветковых растений» (926 с. крупного формата), вышедшей в свет в 1969 г.

Ан. А. Федорова высоко ценили многие старшие коллеги, и он любил вспоминать не только об А. П. Ильинском, Н. И. Вавилове, супругах Н. А. и Е. А. Буш, но и о Б. К. Шишкине, С. В. Юзепчуке или — для меня особо — о М. Г. Попове. От него я узнал немало и о прошлых деятелях БИНа, и о тех, с кем ему довелось работать на Кавказе (например, о братьях П. Д. и Г. Д. Ярошенко, о В. А. Петрове, С. Г. Тамамшян). Друзей у него, пожалуй, было всего-то двое: любимый брат Александр (любовь к нему всегда стеснительно прикрывалась тонкой иронией) и А. Л. Тахтаджян (кроме последних 3—4 лет жизни Ан. А.). Но в круг приятельских доверительных отношений входило много разных людей: в Гербарии — прежде всего И. А. Линчевский и ряд зоологов (особенно О. Л. Крыжановский); из старшего поколения ВИРа — Н. Р. Иванов. Приятельские отношения с П. Н. Овчинниковым, в частности, весьма способствовали тому, что П. Н. уже через пару лет простил мне «побег» из Таджикистана. Многим ботаникам Ан. А. казался замкнутым, но в то же время паломничество в его кабинет было массовым, даже несмотря на то что его беззаветно и строго регулировала ближайшая помощница по Гербарию Л. А. Смольянинова. Лаборатория систематики и географии растений (в которую входил и Кавказский сектор Гербария, а по существу — и Дублетный) была весьма сбалансирована. Старшее поколение — А. И. Пояркова, В. Н. Васильев, И. А. Линчевский, среднее поколение — И. А. Грудзинская, Ю. Д. Гусев, С. К. Черепанов, молодежь — Т. И. Заиконникова, Т. В. Егорова, В. Н. Сипливинский, Е. В. Мордак, Ю. Л. Меницкий, А. Е. Бобров, Р. В. Камелин, затем — С. С. Иконников, В. Н. Гладкова, М. И. Максимова, А. Р. Гринталь. Ан. А. никогда не преподавал, да и своих аспирантов особо не поучал, разве что читая уже готовые их статьи или работы. Но молодежь к нему тянулась, причем нередко это были и не его непосредственные ученики (не могу не отметить среди них И. В. Васильева, Т. В. Шулькину, Г. П. Яковлева, назвавшего в честь Ан. А. новый род бобовых). Конечно, были в сфере влияния Ан. А. и многие молодые кавказские ботаники. Часто он вспоминал азербайджанского «мóлодца» О. Рза-заде, деятельно помогал уже при мне дагестанцам Ш. А. Гусейнову, А. Д. Раджи, внимательно следил за работами в высокогорьях грузинских и армянских ботаников. Конечно, бывали и огорчения. Так, не захотел работать во время аспирантуры весьма способный Г. П. Овчинников (сын П. Н. Овчинникова), в житейских проступках подвели Ан. А. состоявшиеся уже кандидаты наук В. Н. Сипливинский и А. Е. Бобров, немалую роль в развитии болезни последних лет сыграла М. И. Максимова. Ан. А. вообще был по нату-

ре очень эмоциональным, ранимым, скорее гуманитарием, нежели натуралистом. Он (как и его брат) прекрасно рисовал, имел незаурядный литературный дар (что хорошо видно в блестящей книге «Два года в Саянах», в воспоминаниях о Н. И. Вавилове), очень любил музыку, знал на память немало хороших стихов. У него были и большие способности к языкам (с И. А. Линчевским они иногда говорили на языке Цицерона!). А меня он как-то удивил парой прекрасных фраз на фарси. И вот такой человек и замечательный ученый, в последние пару лет тяжело больной, был еще и огражден от общения с учениками (и сотрудниками лаборатории).

Но сделать ему удалось много, и в истории нашей российской ботаники останутся его работы, как и работы тех его сотрудников и учеников, которых он так свободно вводил в науку и так легко, ненавязчиво развивал их лучшие качества во имя общей с учителем любви к ботанике.

УКАЗАТЕЛЬ НОВЫХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ
INDEX OF NEW PLANT NAMES

(Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 12)

Стр.

PLANTAE VASCULARES

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47 + 57) : 58

© И. В. Беляева,[1] Ю. К. Виноградова,[2] Г. Ю. Клинкова,[3] М. С. Игнатов,[2] И. А. Савинов,[3] Р. В. Трохинская,[2] И. А. Шанцер[2]

ПАМЯТИ АЛЕКСЕЯ КОНСТАНТИНОВИЧА СКВОРЦОВА (9.02.1920—8.05.2008)

I. V. BELYAEVA, Yu. K. VINOGRADOVA, G. Yu. KLINKOVA, M. S. IGNATOV, I. A. SAVINOV, R. V. TROKHINSKAYA, I. A. SCHANZER.
IN MEMORIAM: ALEKSEY KONSTANTINOVICH SKVORTSOV (9.02.1920—8.05.2008)

[1] Институт леса УрО РАН
620219 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
[2] Главный ботанический сад РАН
Москва
[3] Волгоградский государственный педагогический университет
[4] Московский государственный университет прикладной биотехнологии
109316 Москва, ул. Талалихина, 33
Поступила 19.06.2008

Алексей Константинович Скворцов родился в с. Желанья, что на р. Угре, в Смоленской обл., в семье сельского врача. Пойдя по стопам отца, он получил медицинское образование, окончив в 1941 г. 2-й Московский медицинский институт. В годы Великой Отечественной войны работал в госпитале в Кирове, но в 1944-м, еще до окончания войны, был направлен в аспирантуру в рамках первого набора наиболее талантливых молодых ученых.

По образованию врач, А. К. Скворцов начал свою научную деятельность в области эволюционной гистологии животных и в 1948 г. защитил кандидатскую диссертацию в Институте цитологии, гистологии и эмбриологии АН СССР. В 1944—1948 гг. А. К. прослушал курсы многих фундаментальных биологических дисциплин на базе Московского университета им. М. В. Ломоносова (МГУ). В эти же годы у него появился интерес к ботанике, особенно к флористическим исследованиям и систематике ив. Возможно, определенную роль в укреплении этого интереса сыграла работа в одной из первых послевоенных экспедиций в Хибины под руководством И. Г. Серебрякова, где А. К. собирал материал для своей диссертации (грызунов для гистологических исследований). Неудивительно, что первые научные публикации А. К. и по гистологии животных, и по ботанике появились одновременно. После летнего сезона 1951 г., проведенного в заповеднике «Денежкин камень» на Северном Урале, А. К. становится профессиональным ботаником, признанным в московских ботанических кругах. Так, П. А. Смирнов, по воспоминаниям В. Б. Куваева, высоко оценил подготовленный А. К. Скворцовым ключ для определения ив Средней России в безлистном состоянии (по побегам и почкам).

В январе 1952 г. А. К. был принят в МГУ на должность старшего научного сотрудника кафедры высших растений, с возложенными на него обязанностями по обустройству нового Ботанического сада университета. Материал для посадки

на участок систематики набирался отовсюду: из природы Подмосковья, из Старого Сада на 1-й Мещанской, из Главного ботанического сада АН СССР в Останкино, позже — из собственных сборов в ходе дальних поездок и экспедиций. Первый выезд был в 1953 г. в Алма-Ату, затем в долину р. Или, в следующий год — в Киргизию и на Памир. В 1955 г. — на Дальний Восток, потом снова в Среднюю Азию.



С 1966 г. А. К., продолжая работать в Московском университете, «погрузился» в организационную и коллекторскую деятельность по созданию Гербария в Главном ботаническом саду АН СССР. В 1972 г. он полностью перешел на работу в ГБС, где до 1987 г. заведовал отделом природной флоры, а впоследствии работал главным научным сотрудником. За годы его научного руководства объем коллекций гербария возрос с 60—70 тыс. до 560 тыс. листов. Сам А. К. за свою жизнь собрал более 80 тыс. гербарных образцов в экспедициях и поездках по всему СССР, Европе, Северной Америке, Индии и Китаю. Он был признанным знатоком гербарного дела, автором превосходного пособия, любимого многими поколениями ботаников: «Гербарий. Пособие по методике и технике» (1977). Как поэма воспринимается написанная им популярная статья для журнала «Природа» (1973) «Гербарий — основа систематической и географической ботаники», рассказывающая о живых образах растений из засушенных коллекций.

Флористическими исследованиями в разных регионах СССР и зарубежных странах А. К. занимался практически всю жизнь. Особый интерес А. К. всегда проявлял к Нижнему Поволжью и Средней полосе России, особенно к Брянской, Смоленской и Калужской областям. Результаты флористических исследований А. К. в первый раз воплотились в вышедшей в 1958 г. в соавторстве с Л. И. Красовским сводке «Флора сосудистых растений заповедника „Денежкин камень"». С тех пор он подготовил обработки многих семейств и отдельных родов для «Флоры Средней полосы европейской части СССР» П. Ф. Маевского (1964), «Определителя растений Московской области» (1966), «Арктические флоры СССР» (1966, 1980), «Флоры Таджикской ССР» (1968), «Flora Iranica» (1969), «Конспекта флоры Псковской области» (1970), «Определителя растений Средней Азии» (1972), «Флоры Еревана» (1972), «Определителя высших растений Якутии» (1974), «Флоры северо-востока Европейской части СССР» (1976), «Флоры Европейской части СССР» (1981, 1996), «Flora of Turkey» (1982), «Определителя растений Украины» (1987), «Определителя растений Башкирской АССР» (1989), «Сосудистых растений Советского Дальнего Востока» (1991, 1996), «Flora of China» (1999), «Флоры Нижнего Поволжья» (2006).

Основная область научных интересов А. К. в период его работы в университете — систематика рода *Salix* L. флоры СССР и сопредельных государств. Ввиду большого полиморфизма и размаха изменчивости признаков в этом роде А. К. занялся проблемами внутривидовой систематики. В 1966 г. А. К. им была защищена

докторская диссертация «Ивы СССР», через два года опубликованная в виде монографии. Работа получила в 1970 г. премию Московского общества испытателей природы, а в 1999 г. была переведена (с дополнениями) на английский язык и издана в Финляндии. В это же время у А. К. появился интерес к роду *Festuca*. Это было связано с влиянием крупнейшего московского флориста Павла Александровича Смирнова. Так, в ботаническом саду МГУ появилась коллекция узколистных овсяниц. «Для души» Алексей Константинович выращивал голубые жимолости и абрикосы, стараясь избавиться от горькоплодных форм у первых и вывести морозоустойчивые сорта у вторых. Впоследствии, уже в ГБС АН СССР, эту работу довели до логического завершения его ученики А. Г. Куклина и Л. А. Крамаренко.

А. К. провел большую работу по внутривидовой систематике многих семейств цветковых растений: *Salicaceae*, *Caprifoliaceae*, *Betulaceae*, *Rosaceae*, *Gramineae*, *Pyrolaceae* и др. Однако главным интересом его жизни всегда оставалось сем. *Salicaceae*, над ревизией рода *Populus* он продолжал работать до последних своих дней.

Еще одной областью интересов А. К., выросшей из его исследований по внутривидовой систематике, были вопросы, связанные с проблемами микроэволюции и видообразования у растений, в том числе и в связи с практическими вопросами их интродукции. Наиболее интенсивно он занимался ими в годы работы в ГБС, где до сих пор растут созданные им интродукционные популяции абрикоса, голубой жимолости, грецкого ореха, а исследования продолжаются его учениками. Изучение внутривидовой изменчивости у ив, начатое А. К. Скворцовым, получило свое развитие и практический выход в работах уральских саликологов В. И. Шабурова и И. В. Беляевой по селекции и интродукции декоративных ив. Ивы, собранные А. К. Скворцовым, сохранены и растут в одной из крупнейших мировых коллекций ив в Ботаническом саду УрО РАН.

А. К. интересовали и общие проблемы теории эволюции и систематики. По ним он опубликовал ряд исключительно интересных статей, главным образом в журналах «Природа» и «Бюллетень МОИП».

Педагогическая деятельность А. К. в 1960—1970-е годы была связана с чтением спецкурса «Видообразование у растений» на кафедре высших растений МГУ. В качестве научного руководителя и консультанта А. К. Скворцов подготовил 27 кандидатов и 5 докторов биологических наук, продолжающих исследования и развивающих его идеи в ботанических учреждениях Москвы, Волгограда и ряда других городов России и некоторых зарубежных стран.

Монография «Ивы СССР» служит для молодых саликологов практическим руководством в их научной карьере. Прикладным аспектам использования ив посвящен курс лекций, читаемых Ю. А. Кузовкиной в университете штата Коннектикут в США, по проблемам экологического мониторинга с использованием ив защищены кандидатская и докторская диссертации А. П. Ефимовой в Якутии и А. Ю. Кулагиным в Башкирии, изучением систематики ив подрода *Chamaetia* занимается А. А. Петрук в Новосибирске. Определяющее значение сыграл А. К. в становлении большой группы волгоградских ботаников. Одной из его первых аспиранток была Н. Г. Володина, выполнившая диссертацию по флоре меловых обнажений Среднего Дона. Позднее несколько ее учеников (В. А. Сагалаев, Г. Ю. Клинкова, Д. Е. Матвеев) также стали ботаниками-флористами под руководством А. К. Скворцова и в свою очередь привели в ботанику и в аспирантуру Главного ботанического сада новую молодежь. В общей сложности в ГБС было защищено 8 и готовится еще 5 диссертаций волгоградских ботаников, сформировавшихся в атмосфере идей А. К. Под его безусловным влиянием в Волгограде были созданы и два новых ботанических сада: Ботанический сад Волгоградского педагогического университета

и Волгоградский региональный ботанический сад. В 2008 г. при научном консультировании А. К. подготовлены еще одна кандидатская и две докторские диссертации, выполненные А. Н. Швецовым, М. В. Костиной и И. А. Савиновым.

Во второй половине своей яркой жизни, особенно в 1980—1990-е годы, А. К. Скворцов посвятил ряд публикаций философским вопросам, а также проблеме русского языка в научной литературе. Так появились интересные, насыщенные яркими и свежими идеями статьи «Механизмы органической эволюции и прогресса познания» (1992), «Биосфера и ноосфера глазами биолога» (2004) и «О языке современной русской научной литературы» (2002) в журнале «Природа», где А. К. в течение многих лет был заместителем главного редактора.

С 1974 по 2008 г. А. К. был бессменным председателем правления Московского отделения Русского ботанического общества; в 1983 г. получил ученое звание профессора. А. К. — лауреат Государственной премии СССР 1989 года.

В 1991 г. А. К. стал одним из основателей и первых членов РАЕН — Российской академии естественных наук, в 1999 г. был удостоен звания заслуженного деятеля науки РФ. В 2002 г. за работы по систематике ив и берез Алексей Константинович получил премию им. В. Л. Комарова РАН.

В честь А. К. Скворцова были описаны виды *Festuca skvortsovi* E. Alexeev, *Salix alexii-skvortsovii* Khokhriakov, *Legonsia skvortsovii* G. Proskuriakova, *Circaea* × *skvortsovii* D. Boufford., *Potamogeton skvortsovii* Klinkova, а также названы сорта абрикосов «Алеша» и «Водолей», созданные его ученицей Л. А. Крамаренко.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ А. К. СКВОРЦОВА ЗА 2006—2008 гг.[1] (С ДОПОЛНЕНИЯМИ ЗА 2004—2005 гг.)

2004. К 100-летию Эрнста Майра // Природа. № 4. С. 69—70.

2005. Материалы к флоре Калужской области // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 110. № 2. С. 73—80.

Несколько дополнений к флоре Смоленской области // Там же. С. 65—66.

Васкуляризация черешков тополей как таксономический признак // Бюл. ГБС. Вып. 189. С. 235—239. (Совместно с Н. Б. Белянининой).

Конспект рода Кипрей (*Epilobium* s. str.) в России и соседних странах // Там же. С. 90—104.

Главный ботанический сад. Предыстория // Природа. № 12. С. 4—6.

Формирование устойчивых интродукционных популяций. М.: Наука. 187 с. (Совместно с Ю. К. Виноградовой, А. Г. Куклиной, Л. А. Крамаренко, М. В. Костиной).

Сосудистые растения национального парка «Угра» (Аннотированный список видов). М. Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия и ИПЭЭ РАН. [Флора и фауна национальных парков. Вып. 6]. 143 с. (Совместно с Н. М. Решетниковой, С. Р. Майоровым, Н. В. Воронкиной).

Сохранение внутривидовой изменчивости в интродукционных популяциях // Ботан. сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растит. ресурсов. М.: ГБС РАН. С. 465—468. (Совместно с А. Г. Куклиной).

2006. О видах рода *Chamaenerion* в России и соседних странах // Бюл. ГБС. Вып. 190. С. 98—102.

Из опыта культивирования бука в Москве // Там же. С. 3—7.

Три заметки о шиповниках Европейской России // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 111. № 2. С. 86—89.

[1] Публикации за период 1947—2005 гг. приведены в книге А. К. Скворцова «Проблемы эволюции и теоретические вопросы систематики» (2005).

О бальзамических тополях востока Азиатской России // Бот. журн. Т. 91. № 8. С. 1244—1252. (Совместно с Н. Б. Беляниной).

Красная книга Калужской области (25 отдельных очерков). Калуга: Золотая аллея. (В соавторстве с большим коллективом).

Флора Нижнего Поволжья. Т. 1. Споровые, голосеменные, однодольные / Под ред. А. К. Скворцова. М.: КМК. 2006. 435 с. Ил. 53. (Совместно с Ю. Е. Алексеевым, Г. Ю. Клинковой, А. П. Лактионовым и др.).

Платан, фотерджилла и юкка в Москве // Бюл. ГБС. Вып. 191. С. 3—6.

О видах рода *Poterium* L. в Восточной Европе (в рамках бывшего СССР) // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 112. Вып. 1. С. 91—93.

Адвеитивный биотип Цирцеи *Circaea lutetiana* L. // Там же. С. 93—95.

Из опыта выращивания грецких орехов (*Juglans*) и карий (*Carya*) в Москве // Бюл. ГБС. Вып. 192. С. 3—8.

Ботанический сад Московского университета. 1706—2006: первое научное ботаническое учреждение России. М.: КМК. 279 с. (В соавторстве с большим коллективом).

2007. Судьба трех основных идей, заложенных Линнеем в систематику // Матер. конф. по морфологии и систематике растений, посвящ. 300-летию со дня рожд. Карла Линнея. М.: КМК. С. 13—18.

О сибирском «бальзамическом тополе» // Бюл. ГБС. Вып. 193. С. 41—45.

У истоков систематики (трехсотлетие Карла Линнея) // Природа. № 4. С. 3—10.

О некоторых узколистных овсяницах // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 112. № 32. С. 49—53.

О некоторых тополях, описанных Ф. Б. Фишером в 1841 г. // Бюл. ГБС. Вып. 194 (в печати).

Систематический обзор тополей Кавказа // Новости систематики высших растений. Т. 39. С. 200—209.

Заметка о двух среднеазиатских тополях // Бюл. ГБС. Вып. 195 (в печати).

Систематический конспект рода *Populus* в Восточной Европе, Северной и Средней Азии // Там же. Вып. 196 (в печати).

Абрикос в Москве и Подмосковье. М.: КМК. 187 с. (Совместно с Л. А. Крамаренко).

2008. Тополи индийских Гималаев // Новости систематики высших растений. Т. 40 (в печати).

Полиморфизм бальзамических тополей (*Populus*, секция *Tacamahaca*) по данным ISSR маркирования // Матер. XII съезда Русского ботанического общества. Петрозаводск, 22—27 сентября 2008 г. Ч. 3. С. 76—77. (Совместно с С. С. Беэр, И. А. Шанцер). В печати.

АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА». Т. 93. 2008 г.

Обзорные статьи

Оригинальные статьи

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Коллекции

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

История науки

Юбилеи и даты

Потери науки

Критика и библиография

Информация

Хроника

В Русском ботаническом обществе

CONTENTS

(BOTANICAL JOURNAL. 2008. VOL. 93. N 12)

«Наука»

Индекс
70056

СОДЕРЖАНИЕ

(БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ. 2008. Т. 93. № 12)

ISSN 0006—8136 Ботанический журнал. 2008. Т. 93. № 12. 1817—2008.